









Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung.
Bd. III. L. c.

Die Foraminiferen (Thalamophoren) der Plankton-Expedition.

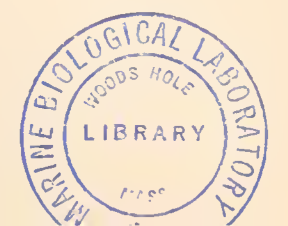
Zugleich Entwurf eines natürlichen Systems der Foraminiferen auf Grund selektionistischer und mechanisch-physiologischer Faktoren

von

Dr. Ludwig Rhumbler
Professor an der Forst-Akademie Hann.-Münden.

Mit 39 Tafeln, 1 Karte und zahlreichen Textfiguren.

Kiel und Leipzig.
Verlag von Lipsius & Tischer.
1909.





Einleitung.

In nachfolgender Abhandlung ist der bereits im Jahre 1895 veröffentlichte »Entwurf eines natürlichen Systems der Thalamophoren« zur näheren Ausarbeitung gelangt. Wie schon in jenem Entwurf so ist auch hier zunächst auf rein selektionistischer Grundlage eine Vorstellungsform für den phylogenetischen Entwicklungsgang der Foraminiferen (= Thalamophoren) zu geben versucht worden. Die führenden Überlegungen sind hierbei in letzter Instanz immer auf die »Festigkeitsauslese« gegründet. Die in ihrem Konstruktionsbau festeren Schalen errangen im Kampf ums Dasein das Übergewicht über weniger feste Formen, so stieg im Laufe der Phylogenie der Aufbau der Schalen von weniger festen Bildungen zu immer widerstandsfähigeren Schalengestaltungen.

Wenn diese Auslese auch begreiflich macht, daß eine phylogenetische Entwicklung vom Niederen zum Höheren, d. h. für uns vom weniger festen zum festeren Schalentypus stattfinden mußte, sofern sich neben das »Wenigerfeste« durch Variation oder auch durch Mutation »Festeres« in den Kampf ums Dasein einstellte, so gibt die selektionistische Betrachtungsweise doch keinerlei Auskunft darüber, wie das dem Kampf ums Dasein vorgesetzte lebende Material entsteht. Das Selektionsprinzip enthält ja eigentlich nur die vernichtenden Faktoren; es zeigt, wie weniger zweckmäßig gebaute Formen zweckmäßigeren gegenüber zurücktreten müssen, wenn die zweckmäßigeren mit ihnen um das Fortbestehen ringen. Das Wirkungsfeld dieses Prinzips liegt außerhalb der Organismen selbst, in der Umwelt, und man könnte demnach die im Kampf ums Dasein entscheidenden Faktoren als die »Externfaktoren der organismischen Stammesentwicklung« bezeichnen, und bei den Foraminiferen im Speziellen, bei denen sich diese Externfaktoren zu dem gemeinsamen Prinzip der Festigkeitsauslese vereinigen lassen, die »Festigkeitssteigerung« als das »Externprinzip der phylogenetischen Entwicklung der Foraminiferenschale« ansprechen, um hierdurch zu kennzeichnen, daß durch die Selektion selbst die betreffenden Naturformen nicht physiologisch geschaffen, sondern daß vielmehr nur physiologisch entstandene Formen nach diesem Externprinzip gefördert, erhalten, zurückgedrängt oder vernichtet werden können.

Das neue organismische Eigentümlichkeiten Schaffende wird naturgemäß in den physiologischen Faktoren der organismischen Struktur selbst zu suchen sein und man kann dementsprechend, die bei der phylogenetischen Weiterbildung wirksamen physiologischen Faktoren, als die »Internfaktoren der organismischen Entwicklung«, den vorher definierten Externfaktoren gegenüberstellen, um hiermit klar zum Ausdruck zu bringen, daß die phylogenetische Weiterbildung weder von den äußeren noch von den inneren Faktoren allein beherrscht wird, sondern daß die beiden Faktorenreihen gleichzeitig bei der Ausgestaltung und phylogenetischen Weiterbildung der

Organismenwelt in Wirksamkeit sind. Wie jedweder Naturkörper neben seiner eignen Masse mit den in ihr herrschenden Gesetzmäßigkeiten (cf. Innenfaktoren) einer anders beschaffenen Umwelt (cf. Externfaktoren) bedarf, um sich als Körper abgrenzen zu können und wie bestimmte Leistungen seiner eignen Masse unter allen Umständen notwendig sind, um in der äußeren Umwelt als abgegrenzter Körper existenzfähig zu sein, so auch der Organismus. Er ist also unter allen Umständen den Externfaktoren ebensowohl unterworfen als den Internfaktoren, die vollständig gleichberechtigt nebeneinander stehen. Nichts nützt den physiologischen Internfaktoren alles neue Schaffen, wenn die Neuschaffung den Externfaktoren nicht genügt, und nichts würden die herrlichsten Lebensbedingungen der Externfaktoren zu Wege bringen, wenn die Internfaktoren auf ihnen entgegenstehenden, etwa pathologischen, Richtungen an der Arbeit wären.

Wie man die Organismen erst von außen kennen und beschreiben lernen mußte, ehe man über ihr Inneres Aufklärung erlangen konnte, wie also die Ausbildung der Naturbeschreibung und Systematik (Linné) der Ausbildung der vergleichenden Anatomie und vergleichenden Physiologie, welche letztere ja erst in jüngster Neuzeit zur Blüte gelangt ist, vorausgegangen ist, so ist es durchaus verständlich und als ein historisch bewährtes Anzeichen gesunder Entwicklung der biologischen Naturwissenschaft anzusehen, daß auch bei der Erforschung der phylogenetischen Weiterentwicklung der Organismenwelt, das von außen wirkende, leichter zu analysierende Gebiet der Externfaktoren der Phylogenese zunächst in Angriff und Ausbau genommen wurde (Darwin, Haeckel), ehe man die Aufdeckung der Internfaktoren in Angriff nahm.

Die heutige Biologie sucht nun von vielen Seiten her auch die Internfaktoren der Phylogenese, der Ergründung zugänglich zu machen (Variationsstatistik, Mendels Vererbungsgesetz, Mutationstheorie, Embryonalanalyse des Zellkerns, indirekt auch die Entwicklungsmechanik, die von der Ontogenese aus weittragende Schlüsse verspricht, Kern-Plasma-Relation u. dgl.). In der Anfänglichkeit dieser Versuche kann sich vielleicht der hier errungene Erfolg noch nicht mit den Resultaten messen, welche die Anwendung des Externprinzips der natürlichen Zuchtwahl zu verzeichnen hat. Niemand wird aber verkennen, daß unter der stetig ansteigenden Zahl der hier angreifenden Forscher zum mindesten jeder beklemmende Druck geschwunden ist, der sich anfänglich wegen der Komplikation der physiologischen Probleme über derartige Versuche zu lagern drohte. Alle Wissenszweige, welche die Aufdeckung der internen Faktoren der Entwicklung und Dauerfähigkeit der Organismen in Angriff genommen haben, steigen im allgemeinen Ansehen von Jahr zu Jahr, das sicherste Anzeichen dafür, daß man hier auf ein weiteres Vorwärtskommen in der Erkenntnis des organismischen Naturgetriebes hofft.

Wie das Studium der Embryologie zur Erkenntnis phylogenetischer Entwicklungsreihen notwendig war, so wird auch eine zukünftige Lehre von den Internfaktoren der Phylogenese aus der Feststellung der physiologischen Faktoren der Ontogenese vielleicht unentbehrliche Erkenntniswege herrichten können. Es wird deshalb im nachstehenden der Versuch gemacht werden, die physiologisch-mechanischen Faktoren der Schalenontogenie der Foraminiferen festzustellen, in der Hoffnung, daß diese Feststellung zum mindesten weiteres Klärungsmaterial für die Phylogenie der Foraminiferen zu liefern vermöge, deren Aufzeichnung in einem System ja diese Arbeit sich zur wesentlichen Aufgabe gemacht hat: ganz abgesehen davon, inwieweit sich die gewonnenen

Ableitungen auch für andere Fragen organismischen Geschehens auswerten lassen oder nicht, oder ob diese Ableitungen an sich nicht wichtiger sind als der ganze Stammbaum der Foraminiferen, der an sich ja wie alle Stammbäume über einen hypothetischen Charakter kaum hinauskommen kann, der ihm infolge seiner nicht genügend kontrollierbaren historischen Momente anhaften muß.

Bekanntlich ist es durch die Arbeiten Bertholds, Quinckes, Bütschlis, Verworns, Jensens, Rhumblers u. A. möglich gewesen, die Lebenstätigkeiten der Rhizopoden bis in weitgehende Details hinein mit Hilfe der für Flüssigkeiten geltenden Oberflächenspannungsgesetze zu erklären, und diese Erklärungsmöglichkeit durch künstliche Nachahmungsversuche auf kontrollfähigen Boden zu stellen. Alle Einwände[1]), die man seither gegen diese Erklärungen erhoben hat, können meiner Überzeugung nach für beseitigt gelten; auch weiß ich keinen, der zurzeit unbeantwortet geblieben oder nach seiner Widerlegung aufs neue von den gegnerischen Autoren aufrecht gehalten oder wieder verteidigt worden wäre; es ist daher geradezu selbstverständlich, daß sich auch die mechanische Erklärung der Entstehung der Foraminiferenschale auf die Wirkung der Oberflächenspannungsgesetze zu gründen suchen muß. Die entsprechende Erklärung wird in Anlehnung an meine früheren diesbezüglichen Arbeiten auf die Besprechung der selektionistischen Externfaktoren folgen; nur möchte ich hier noch einiges über die Bedeutung der diesbezüglichen Erklärungs- und Nachahmungsversuche sagen; denn der Weg der Nachahmungen ist nicht ganz gefahrfrei, wie starke Überschätzungen künstlich erzeugter Gebilde in den letzten Jahren gezeigt haben: es braucht beispielsweise nur an die »Radioben« Butler-Burkes oder an die lebenden Gesteinsmassen, Petroplasmen v. Schröns usw. erinnert zu werden[2]).

Wenn Öltropfen oder künstlich formierte Schäume amöbenhaft kriechen, wenn sie Fremdkörper in sich aufnehmen, wenn sie pulsierende Vakuolen zur Ausbildung bringen können, wenn sie Gehäuse wie die Testaceen oder Foraminiferen bauen und wenn sie sich sogar zu teilen vermögen; so ist hierdurch der Öltropfen oder der künstliche Schaum oder der »scheinbar lebende flüssige Kristall« doch noch lange nicht auf dem Wege, ein wirklicher Organismus zu werden; was er auch treibt oder ausführt, er bleibt Öl, Schaum oder flüssiger Kristall. Es kann sich hierbei ganz selbstverständlich nur um Analogiemodelle handeln, die einzig und allein für die mechanische Seite der Probleme in Betracht kommen und hier allerdings einen nicht unwichtigen Prüfstein für die »Möglichkeit« einer mechanischen Theorie abzugeben vermögen.

Auch noch etwas anderes lehren diese mechanischen Analogiemodellversuche. Sie zeigen, daß die lebendige Substanz bei ihrem ersten Auftreten auf der Erde keinerlei besondere in fixierter Struktur bestehende Organe zu besitzen brauchte, um ihre Lebensfunktionen zu versehen. Die für die

[1]) Einwände erhoben: 1. H. S. Jennings, Contributions to the study of the behavior of lower organisms. Washington 1904. — 2. M. Heidenhain in: Anatom. Heft; Heft 79—80 1904 p. 197—314. — 3. Dellinger in: Journ. experiment. Zool., v. 3 p. 337—357. — Meine Antworten finden sich ad. 1 in: Zschr. wiss. Zool., v. 83 (Festband II für Ehlers) p. I—52; — ad. 2 in: Anatom. Heften, Heft 83 1905 p. 881—883; im gleichen Heft auch die wichtigen Erwiderungen von Bernstein und Jensen an Heidenhain; — ad. 3 in: »Zool. Centralblatt«, v. 14 1907 p. 614—617.

[2]) Eine zurückweisende Kritik und Zusammenstellung dieser Irrgänge findet man in meinem Aufsatz: »Aus dem Lückengebiet zwischen organismischer und anorganismischer Substanz« in: »Ergebn. Anat. Entwickelungsgesch., v. 15 1906 p. 1—38; hier habe ich auch die brauchbaren Elemente aus den irrtümlichen Überschätzungen herauszuschälen versucht.

Flüssigkeiten geltenden physikalischen Gesetze, die wir bei den anorganismischen Analogieversuchen in deutlicher Wirksamkeit erkennen können, reichten vollständig aus, die zuerst entstandenen flüssigen Plasmamassen von vornherein in die Möglichkeit zu versetzen, zu kriechen, Nahrung aufzunehmen, unbrauchbare Substanzen abzugeben, sich schützende Gehäuse zu bauen und sich zu teilen.

Sobald lebende Plasmamassen auf unserem Planeten zu irgend einer Zeit und unter irgend welchen Bedingungen entstanden, besaßen sie auch infolge ihres flüssigen Aggregatzustandes von vornherein potentia das ganze Instrumentarium, das zur Nahrungsaufnahme und den anderen genannten Lebenstätigkeiten befähigt. Die Entwicklung der organismischen Substanz war dadurch dem Dilemma enthoben, schon im voraus ihre Existenz sichernde Organe aufbauen zu müssen, ehe sie selbst noch war. Die Existenzmöglichkeit war ihr von Anfang an gesichert, als sie auf den Bahnen vordrang, welche die physikalischen Gesetze der Flüssigkeiten ihr erschlossen. Dabei waren ihrer chemischen Konstitution und Komplikation keinerlei Fesseln auferlegt. Die chemische Komplikation kann beliebig groß sein, ohne daß durch diese Komplikation die beliebig komplizierte organismische Substanz den relativ einfachen Gesetzen der Flüssigkeitsmechanik entzogen werden könnte, solange die Substanz nur flüssig blieb. Chemische Komplikation bedingt nicht mechanische Komplikation; ebensowenig als mechanische Ähnlichkeit (cf. mechanische Analogieversuche) chemische Ähnlichkeit (cf. organismische Substanz) verlangt[1]).

Noch ein weiteres tritt speziell bei der Mechanik der Entstehung der Foraminiferenschale besonders klar zutage, und spricht in nicht zu verkennender Weise gegen die, wie mir scheint, an sich methodologisch anfechtbaren[2]) und auf alle Fälle seither gänzlich sterilen Anschauungen des Neovitalismus, das ist der Umstand, daß bei dem Aufbau der Foraminiferenschalen der bauende Weichkörper in allen Stücken nur mit physikalischen Gesetzen arbeitet, die, wie der Verstehende sofort erkennen wird und wie die künstlichen Nachahmungen für größere Strecken des Geschehens ohne weiteres belegen, auch für jede andere, in bezug auf die Aggregatzustände und Verteilungsweise ihre Konstituenten ähnlich komponierte anorganismische Flüssigkeit gelten müßten. Es zeigt sich mit andern Worten in diesen Vorgängen nirgends eine Lücke, welche die Annahme des Eingriffes eines psychischen, also eines zurzeit mechanisch nicht analysierbaren, vitalistischen Momentes gerechtfertigt oder wahrscheinlich, geschweige denn als notwendig erscheinen ließe. A priori brauchte das durchaus nicht notwendig so erwartet werden zu müssen; denn wir sehen in dem erstaunlich wechselnden Pseudopodienspiel, dem Hin und Her der Bewegungen einer in ihrem gewöhnlichen Zustand lebenden Foraminifere eine auffällige Willkür, d. h. eine derzeitige Unberechenbarkeit anhaften, die wir wohl mit großem Recht auf das Konto psychischer, also zurzeit mechanisch nicht definierbarer Faktoren setzen. Warum sollte nun derselbe Weichkörper, der in seinem Alltagsleben fast unbestreitbar

[1]) Cf. Rhumbler, »Allgemeine Zellmechanik« in: Ergebn. Anat. Entwickelungsgesch., v. 8 1899 p. 549 ff.

[2]) Er faßt sein Gesamtproblem in ein Axiom zusammen, in dem er die »Autonomie« oder die »Entelechie« oder die »Entwicklungsintelligenz«, also die kompliziertesten Begriffe im Gedankengang der Theorien, und zugleich auch die zu erklärenden Besonderheiten als Ausgangspunkt für die Theorie setzt. Hierdurch setzt er sich in Gegensatz zu einer naturwissenschaftlichen Analyse oder Synthese, die als Axiome nur die einfachsten Geschehensarten gelten lassen, um sie als Komponenten zu nutzen, die schlußfähige Resultanten liefern.

derartige psychische oder psychoidische Faktoren mitarbeiten läßt, dieselben nicht auch bei seinen Wachstums- und Formgestaltungsvorgängen, also beim Kammerbau, mit heranziehen? Von vornherein läßt sich ein solcher Verzicht auf die Beihilfe psychischer Faktoren um so weniger erwarten, als gerade den psychischen Faktoren der Charakter »großer Zweckmäßigkeit« beiwohnt, und andrerseits überall in den aufgebauten organismischen Strukturen, also auch bei unseren Foraminiferenschalen, Zweckmäßigkeit bzw. Anpassung eine deutliche Sprache spricht. Um so interessanter ist es, daß trotz alledem die Foraminifere in ostentativer Weise jeder, auch der primitivsten, intellektuellen Beihilfe beim Ausbau ihrer Formgestalt enthoben erscheint. Die Wachstums- und Gestaltungsvorgänge treten hier, dicht beim phylogenetisch niedrigsten Anfange organismischer, speziell animalischer mechanischer Systeme, schon mit den Wachstumsvorgängen unseres eignen menschlichen Körpers, also mit der zurzeit höchsten Spitze irdischer animalisch-mechanischer Systeme in eine Kategorie. Auch wir Menschen können, wie die Foraminifere bei dem Spiel ihres Pseudopodienwerkes, beispielsweise durch Bewegung von Armen und Beinen vorübergehende Gestaltveränderungen unseres Körpers mit Beihilfe psychischer Faktoren vornehmen, in Sachen »Wachstum und Strukturaufbau unseres Körpers« ist aber unserem Intellekt ganz wie der Foraminifere jede Beihilfe und Unterstützung durch psychische Faktoren genommen.

Hier, beim Menschen also, wie bei allen Metazoen liegen die Verhältnisse zur gegenwärtigen Diskussion besonders günstig, da wir die Stationen und Leitungsbahnen, auf denen allein psychische Faktoren hin- und herlaufen, innerhalb des organismischen Systems in Gestalt von Ganglien und Nervenfasern scharf herausdifferenziert finden. Selbst Instinkthandlungen und Reflexbewegungen haben hier die Anwesenheit von Nervensubstanz zur Voraussetzung.

Wenn man von einer »Entwicklungsintelligenz« gesprochen hat, die das unentwickelte Ei nach seinem endgültigen Entwicklungsziele, also auf die Ausbildungsstufe des erwachsenen Tieres hinführen und hierbei sogar bei ihr entgegentretenden Störungen verschiedene Wege einschlagen können soll, so müßte hier eine Intelligenz vorliegen, die ohne jede höher differenzierte nervöse Elemente arbeitet ohne Zentralstelle, ohne Leitungsbahnen; dabei müßte diese Intelligenz über ein größeres Wissen verfügen als das Menschengehirn der Jetztzeit; sie müßte auf dem Gebiete der Physik und Chemie mehr wissen als beispielsweise Driesch, der die Taten der Intelligenz für mechanisch unerklärbar hält, obgleich er sehr wohl anerkennt, daß auch seine »Entelechie« mechanischer, d. h. physikalisch-chemischer Faktoren als Mittel der Formbildung bedarf. Wenn solche Kenntnisse, Erfahrungen, Entscheidungsfähigkeiten usw., kurz solche psychische Leistungsmöglichkeit unter Abwesenheit differenzierter Nervensubstanz erreicht werden kann, warum hat dann das Ei von seinem so viel vermögenden Intellekt nicht einfach auch den von ihm hervorgebildeten fertigen Individuen einen Anteil zugängig gemacht[1]), warum wird erst ein Gehirn mit seinen außerordentlichen Strukturkomplikationen aufgebaut? Diese und ähnliche Überlegungen sollten uns von vornherein daran mahnen, mit der Aufstellung derartiger Begriffe wie Entwicklungsintelligenz oder Entelechie doch sehr zaghaft zu sein.

Auf alle Fälle beweist die mechanische Analysierbarkeit des Aufbaues der Foraminiferenschale, daß solche unserer eigenen an unserem Körperwachstum gemachten Erfahrung nach unwahrscheinliche psychische Faktoren »in keiner Weise« erforderlich sind[2]), um in ihrem

[1]) Denn wenn zweckmäßige Entscheidungen und bewußte Substanzbewegungen tatsächlich dem Ei in potenziertem Grade möglich wären, wie der Neovitalismus behauptet, so ließe sich nicht absehen, warum nicht auch der ausgebildete Organismus auf die gleiche Weise mit den gleichen und obendrein einfacheren Mitteln arbeiten sollte wie das Ei während der Embryonalentwicklung, da es für die Dauerfähigkeit des ausgebildeten Organismus doch nur darauf ankommt, daß er zweckmäßige Entscheidungen und Substanzbewegungen ausführen kann; während die Mittel, mit welchen diese erreicht werden, für die Dauerfähigkeit an sich sehr nebensächlich sind.

[2]) Wenn Driesch (Ergebn. Anat. Entw., v. 11 p. 866) den Einwand erhebt, daß durch meine Ableitungen das eigentlich Spezifische der Formen nicht berührt würde, denn der »Randwinkel« und manches andere (Was? Ref.)

endgültigen Resultat recht komplizierte Gestaltungsformen, »mechanisch« zu erklären, d. h. auf »mechanische« Faktoren zurückzuführen, deren Wirksamkeit wir auch in der anorganismischen Natur — natürlich aber dort an ganz andersartigen Stoffkomplexen — antreffen[1]).

Bekanntlich hat Dreyer schon im Jahre 1892 den Versuch gemacht die manchmal äußerst komplizierten Gerüstbildungen der Radiolarien auf die Gesetze der Flüssigkeitsmechanik zurückzuführen. Gegen seine Erklärungen sind in neuerer Zeit von Häcker Einsprüche erhoben worden, die nicht bezweifeln lassen, daß die von Dreyer auf Grund der Blasenspannung gegebene Erklärung sich nicht in dem Umfange aufrecht erhalten läßt, wie Dreyer annehmen zu dürfen glaubte. Man könnte deshalb glauben, daß auch die von mir entwickelte Mechanik der Foraminiferenschale auf die Dauer vor dem Schicksal einer Einschränkung nicht bewahrt bleiben werde. Obgleich ich dies für Spezialfälle — z. B. wenn gewisse Plasmaprodukte in einzelnen Fällen fest werden, während sie in anderen flüssig sind — durchaus nicht für ausgeschlossen halte, glaube ich doch, daß bei den Foraminiferen die Verhältnisse wesentlich klarer und zwingender liegen, als bei den Radiolarien. Dreyers Erklärung kommt überhaupt nicht über den Wert einer plausiblen Wahrscheinlichkeitserklärung hinaus, da ihre Argumentation einzig auf Stoffanordnungen »nach dem Minimalflächengesetz« gegründet ist. Diese Anordnungsweise ist aber kein unbedingtes Zeugnis für Flüssigkeitsmechanik, sie könnte ebensogut mit Hilfe komplizierterer Gestaltungsfaktoren auf Grund allein der »Sparsamkeitsregel« zustande kommen, die ja überall im Organismischen eine hervorstechende Rolle spielt. Die Aufgabe allein »mit möglichst wenig Substanz möglichst widerstandsfähige Gerüste zu bauen« hätte auf komplexen Bahnen zur Ausbildung der Minimalflächengerüste der Radiolarien führen können, die Bienen bauen ihre Waben ja auch mit minimalem Stoffaufwand, und die zum Aufbau des Radiolarienskeletts erforderlichen Minimalflächen könnten ebensogut durch elastische gespannte feste Hautsysteme als durch Flüssigkeitslamellen, wie Dreyer annahm, erzeugt werden. Zu welchem Zweck aber und mit welchen Mitteln soll sich bei den Foraminiferen die später zu erörternde Konstanz der Randwinkel hervorgebildet haben. Von Anbeginn an feste, also nicht von einem flüssigen Substrat hervorgebildete Wände können sich schneiden wie sie wollen, es gibt für sie kein Gesetz, das sie an bestimmte Randwinkel bände, und wenn auch hier nur Substanzersparnis (nach der Sparsamkeitsregel) mit der Einhaltung bestimmter Winkel erzielt werden sollte, dann müßten voraussichtlich alle Foraminiferen denselben Randwinkel aufweisen, nämlich denjenigen, der die größte Substanzersparnis für die Herstellung der Wand bedeutet, also einen Winkel von 120°. Die meisten Foraminiferen

bliebe gegeben, so muß hier nochmals betont werden, daß unter den Konstruktionsfaktoren der Schalen kein einziger ist, der nicht auch für jede leblose Flüssigkeit ebenso wie für die Sarkode unter den gleichen Verhältnissen in ganz der gleichen Weise gelten müßte. Wenn zur Erzeugung eines bestimmten Randwinkels zwischen berührender Flüssigkeit und berührter Wand ein vitalistischer Faktor nötig wäre, dann müßte auch in jeder anderen Flüssigkeit, in jedem Öl z. B., das mit einer bestimmten Wandart stets den gleichen Randwinkel bildet, ein solcher angenommen werden. — Vgl. auch meine Einwände in der Diskussion zu Drieschs Vortrag auf dem Berliner Internationalen Zoologenkongreß (in: Verhandl. V international. Zool. Kongreß Berlin p. 445—448) und Rhumbler (1904 p. 5, 41).

[1]) Hiermit ist also keineswegs das »Zelleben« restlos erklärt (cf. Rhumbler 1904 p. 25).

besitzen aber kleinere oder größere Randwinkel und diese sind nicht einmal für nächstverwandte Spezies ähnlich, sondern nur »für ein und dieselbe« Spezies in engen Grenzen konstant. Diese Randwinkelgleichheit läßt sich im Verein mit den übrigen Faktoren unbedingt nur auf Grund echter Flüssigkeitsmechanik verstehen. Die Gestaltungsmechanik der Foraminiferenschale nimmt somit in bezug auf bindende Zuverlässigkeit genau dasselbe Niveau ein, wie sonst eine mechanische Ableitung auf dem Gebiete der Physik.

Natürlich erscheint durch die hier erreichte Sicherheit auch die Wahrscheinlichkeit der *Dreyer*schen Theorie wesentlich gesteigert zu sein; trotzdem aber läßt sich bei näherer Überlegung zeigen, daß bei Radiolarien von vornherein eine Minimalflächenumgrenzung der Gerüste, wie sie *Dreyer* angenommen hat, gar nicht in der Strenge der *Dreyer*schen Theorie erwartet werden kann, selbst wenn das Radiolarienprotoplasma ebenso flüssig ist als dasjenige der Foraminiferen, aus dem einfachen Grunde nicht, weil das Radiolariengerüst »innerhalb« der Sarkode selbst zur Abscheidung kommt und diese Sarkode ebensowenig wie bei den Foraminiferen als in all ihren dem Gerüstwerk anliegenden Teilen homogen strukturiert angenommen werden darf. Nur unter letztgenannten Umständen, in homogener Umgebung also, könnten wirkliche, d. h. »absolute Minimalflächen« im mathematischen Sinne als Umgrenzungsflächen der Gerüste erwartet werden; so aber können nur relative Minimalflächen[1]) im Sinne *Drieschs* zur Ausbildung kommen, die von mathematischen Minimalflächen in beliebiger Weise abzuweichen vermögen. Das Radiolarienskelett ist also allseits in ein anomogenes Medium, in die Sarkode nämlich, eingebettet, während sich die Foraminiferenschale hierin günstig von ihr unterscheidet, daß sie auf der Außenseite an ein praktisch als homogen anzusehendes Medium, nämlich an das äußere Meerwasser, angrenzt. Dadurch vereinfacht sich die mechanische Analyse ganz außerordentlich und wird in der später aufgezeichneten Form ermöglicht.

Wenn nun trotz ihrer anomogenen Umgebung die Radiolariengerüste sich in vielen Fällen der Erfüllung der Minimalflächengesetze im mathematischen Sinne in auffälliger Weise nähern, wie nach *Dreyers* Darlegungen kaum mehr verkannt werden kann, so besagt das nur, daß in den betreffenden Fällen die dem Gerüst anliegenden Sarkodeteile voraussichtlich sehr wenig anomogen sein werden; in anderen Fällen, wo solche Anomogenitäten stärker entwickelt sind, können beliebig andere Gestalten hervorgebildet werden, ohne daß dadurch die Flüssigkeitsmechanik als Erbauerin ad absurdum geführt werden könnte. *Das Versagen des Minimalflächenprinzips (im mathematischen Sinne) für die Radiolarien*[2]) *hat also keinerlei Beweiskraft gegen die Richtigkeit der mechanischen Analyse der Foraminiferenschale*, wie sie sich im nachstehenden später dargestellt findet.

---

[1]) D. h. Flächen, die so klein sind, als sie »unter den obwaltenden Umständen« nur immer sein können, nicht aber so klein, daß überhaupt keine kleinere Fläche mehr denkbar wäre.

[2]) Im übrigen hat *Häcker* die ingenieurtechnische Konstruierbarkeit der Radiolariengerüste mehrfach betont. Was sich aber geometrisch konstruieren läßt, wird kaum seinen physikalischen Faktoren nach sehr kompliziert sein, denn die heutige Mathematik versagt sehr rasch, schon bei Problemen, die physikalisch noch relativ einfach erscheinen, wie z. B. bei dem bekannten Dreikörperproblem u. dgl. m.

Lässt sich auf Grund der Schalenmorphologie ein natürliches System der Foraminiferen begründen?

Es ist für die Systematiker der Foraminiferen eine bedauerliche Erschwerung ihrer Arbeit, daß sie in den weitaus meisten Fällen nur die leeren Schalen als Klassifikationsmaterial zur Verfügung haben, während doch sicherlich der Bau des Weichkörpers eine gewichtige Stimme bei Aufstellung des Systems mitzureden haben wird.

Trotz der z. T. sehr erfolgreichen auf den Weichkörper gerichteten Untersuchungen von Max Schultze, Richard Hertwig, F. E. Schulze, O. Bütschli, Gruber, Lister, Schaudinn, Winter, von mir u. a. sind die Weichkörper der weitaus meisten Formen noch unbekannt.

Es könnte sogar die Frage aufgestellt werden, ob die Aufstellung eines natürlichen Systems, das einzig und allein auf den morphologischen Bau der Schalen gegründet ist, überhaupt irgendwelchen Wert hat? Die paläontologische Entwicklung der Foraminiferen, die bereits in beachtenswerter Ausführlichkeit bekannt ist, und die uns manche Formen in lückenloser Entwicklungsreihe vorführt, lehrt uns aber, daß in den aufeinanderfolgenden Zeitperioden immer im Schalenbau höher entwickelte, d. h. die Aufgabe des Schutzes, welche die Schale zu versehen hat, besser erfüllende Schalen auf einfachere, weniger zweckmäßig gebaute Schalen gefolgt sind. Wir sind daher zu der Annahme berechtigt, daß die in geologischen Zeiten durchlaufene Weiterentwicklung des Foraminiferenkörpers als Ganzes sich auch in der Weiterentwicklung der Schale, also bloß eines Körperbestandteiles, Ausdruck verschafft hat. Wie man allein auf das Skelettgerüst der Wirbeltiere ein natürliches System hätte aufbauen können, wenn man nichts weiter als Skelette zur Verfügung gehabt hätte, und wie dieses System unserem heutigen, das eine weit größere Zahl morphologischer Merkmale zur Verfügung hat, jedenfalls sehr ähnlich geworden wäre — namentlich wenn man das paläontologische Auftreten der Skelette dabei berücksichtigt hätte —, so wird man auch aus den Besonderheiten der Foraminiferenschalen ein System aufstellen können, das einem wirklich »natürlichen« System sehr nahe kommen wird, wenn es auch voraussichtlich demselben nicht in allen Stücken entsprechen kann. Die Klassifikation der Schalen hat hiernach zum mindesten den Wert eines ersten Konzeptes, in welchem die spätere Kenntnis des Weichkörpers ihre Korrekturen einzutragen haben wird.

Wenn ich das schon früher in einer vorläufigen Mitteilung (Rhumbler 95) von mir aufgestellte System hier unter teilweiser Benutzung des früheren Textes weiter begründe und ausbaue, so geschieht es, weil ich die leitenden Anschauungen durch die Bearbeitung des Plankton-Expedition-Materials hauptsächlich gewonnen habe. Allerdings hat mir auch zahlreiches anderes Material zur Verfügung gestanden[1]), an dem ich nachträglich meine Auffassung weiter prüfen konnte. Diese aus anderen Quellen stammenden Materialien sind hier mehrfach mit herangezogen worden, wenn sich aus ihnen Wesentliches für das System entnehmen ließ.

[1]) Die Foraminiferen des Göttinger zoologischen Instituts, deren Benutzung mir Herr Geheimrat Ehlers gestattete; die pelagischen Formen der Hendorffschen Fänge, die mir Exzellenz Ernst Haeckel unter freundlicher Zustimmung des Herrn Poppe in Vegesack zu überlassen die Güte hatte; eine große Orbitolites-Kollektion, die Herr Professor Max Verworn an der Sinai-Küste bei El-Tor gesammelt und mir in freundschaftlicher Weise zur Verfügung gestellt hat. Vereinzelte Foraminiferen schließlich, die mir die Herren Professor Doederlein in Straßburg (*Psammonyx*), Herr Kreismedizinalrat G. Egger in München, Herr Lechnere Guppy auf Trinidad, die Herren Professor Heincke und Professor Hartlaub auf Helgoland, Herr Matthews in Yorktown (Australien), Herr Richard Palzow in Nürnberg (fossile Formen) und Herr Bryce Scott in Moncton (Kanada) mit großer Liebenswürdigkeit zur Benutzung überließen.

Den genannten Herren sage ich für die gütige Unterstützung meinen besten Dank. Auch das mir zur Bearbeitung überwiesene Foraminiferen-Material der Mittelmeer-Tiefsee-Fänge der »Maja«, das ich Herrn Professor Lo Bianco in Neapel zu danken habe, und der Deutschen Süd-Polar-Expedition der »Gauss«, die mir Herr Professor Vanhoeffen übergab, konnte hier schon gelegentliche Verwertung finden.

Begründung des natürlichen Systems der Foraminiferen auf selektionistischer Grundlage.

Der Ausgangspunkt der früheren Systematik.

Ein natürliches System der Foraminiferen ist deshalb nur mit größter Schwierigkeit aufzustellen, weil soviel Formenreihen existieren, die mit merkwürdiger Vollkommenheit in einander übergehen, so daß man in Gefahr läuft, diejenigen Formen, mit denen man sich gerade intensiver beschäftigt hat, mit den anderen in phylogenetischen Zusammenhang zu bringen, ohne daß man dabei gewahr wird, daß sich eine ähnlich geschlossene Reihe von noch sehr vielen anderen Punkten des Formenkomplexes aus hätte aufstellen lassen.

Unter allen Umständen ist für die Aufstellung eines natürlichen Systems die richtige Erkenntnis der ursprünglichsten Formen eine große Hauptsache, denn hat man erst den Ausgangspunkt des ganzen Formenkomplexes erfaßt, so läßt sich hoffen, durch einen Vergleich dieser Ausgangsformen mit irgend einer Reihe von höherstehenden Formen den Weg, den die Weiterentwicklung genommen hat, dem Prinzip nach wenigstens feststellen zu können. Unter der Voraussetzung, daß dieses Prinzip sich im Laufe der Stammesgeschichte nicht geändert hat, wird man dann auch mit großer Wahrscheinlichkeit nach demselben Prinzip andere Reihen mit den Ausgangsformen in Verbindung bringen und eventuell auch weiter fortführen können.

Wäre es z. B. erwiesen, daß die einkammerigen Lageninen der Ausgangspunkt der mehrkammerigen, perlschnurartigen Nodosarien wären, so würde sich daraus als sehr wahrscheinliches Entwicklungsprinzip ergeben, daß aus ursprünglich monothalamen Formen etwa durch Ausbildung von Tochtertieren, die von dem Muttertier nicht abgeschnürt wurden, sondern mit ihm in Verbindung geblieben sind, ohne weitere Zwischenstufe polythalame Formen entstanden seien. Die Lagena-Nodosaria-Reihe als richtig angenommen, könnten dann weitere ähnliche von der Monothalamie zur Polythalamie unmittelbar überführende Reihen aufgestellt werden, eine sandschalige, lagenaartige, monothalame Saccammina könnte als Ausgangspunkt von sandschaligen, nodosariaartigen Nodosinellen, oder eine bestachelte, monothalame Kugelschale als Ausgangspunkt von den polythalamen, bestachelten Globigerinen angenommen werden. Eine scharfe Trennung von Kalkschalern und Sandschalern, von Perforaten und Imperforaten wäre bei dem angenommenen Ausgangspunkt und dem gefolgerten Entwicklungsprinzip schon an der Wurzel des Thalamophorenstammes möglich, denn es finden sich sowohl lagenaartige

wie nodosariaähnliche Vertreter unter den perforierten und imperforierten Kalkschalern ebenso wie unter den Sandschalern. Diese scharfe Trennung brächte dann schon wichtige Hauptgruppen für das natürliche System. Ich brauche nicht erst hervorzuheben, daß die meisten der seitherigen Systeme in dieser Weise vorgegangen sind, wenn sie die Thalamophoren in Perforate und Imperforate, in Monothalamia und Polythalamia, in Sand- und in Kalkschaler eingeteilt haben.

Das letzte System dieser Art ist von Haeckel aufgestellt worden (**1894**). Haeckel verwendet dann auch die oben als Beispiel angeführte Auffassung, daß die monothalamen Formen durch Hervortreiben von nicht vom Muttertier abgeschnürten Tochtertieren zu polythalamen Arten geworden seien, als Erklärung für das Zustandekommen der Polythalamie. Er faßt die mehrkammerigen Thalamophoren als Catenal-Cönobien auf, d. h. als Zellgemeinschaften, bei denen jede Kammer für sich einer Zelle gleichzusetzen sei Es muß allerdings hervorgehoben werden, daß diese Auffassung mit apodiktischer Sicherheit nicht gegeben wird. P. 58 heißt es »indessen kann man auch z. B. die zusammengesetzten Riesenformen der Siphoneen und Polythalamien als Cönobien auffassen« und p. 179 »dieser Vermehrungsprozeß der Kammern, der sich bei den größeren Formen oftmals wiederholt, ist nach unserer Ansicht nur eine besondere Form der Knospung«. Gegen diese an sich ansprechende Auffassung läßt sich auf Grund unseres neueren Wissens von vornherein folgendes Bedenken einwenden. Wir verlangen heute, wohl mit gutem Recht, von jedem als Zellindividuen angesprochenen Gebilde mindestens einen Kern. Werden also die Einzelkammern der Foraminiferen mit Tochterindividuen homologisiert, so müssen wir für jede Kammer eine besondere individualisierte Kernmasse verlangen. Bei den Foraminiferen liegen die Kernverhältnisse nach Schaudinns Untersuchungen (Schaudinn **03** p. 552 u. 553) derart, daß für das ganze Kammerensemble nur ein vegetativer, dem Makronukleus der Infusorien vergleichbarer Kern, nämlich der sogenannte »Prinzipalkern«, vorhanden ist, während allerdings die Substanz der Geschlechtskerne, welche Richard Hertwig mit der Bezeichnung »Chromidium« (R. Hertwig 1902) belegt hat, so allwärtig im Plasma verteilt erscheint, daß jede Kammer solche zur Verfügung haben könnte. Man müßte also zum mindesten den Kammertochterindividuen zwei verschiedene Wertigkeiten, differente Personifizierung zuerkennen, indem nur eine von ihnen den vegetativen Kern besäße und dadurch als besonders ausgebildete Zellperson erschiene, die man etwa als »Nährperson« ansprechen könnte. Nun wandert aber, wie man lange weiß und wie auch weiter unten wieder gezeigt werden soll, der Prinzipalkern mit großer Willkür von Kammer zu Kammer, er erstreckt sich dabei oft temporär durch mehrere Kammern hindurch, um nachher in einer anderen Platz zu nehmen. Die Nährperson ist demnach nicht mit einer bestimmten Kammer identifizierbar, und auch sonst scheint Kammerinhalt gegen Kammerinhalt so wenig gegeneinander abgesetzt; die Kammerinhalte können vielmehr derart durcheinanderfließen, daß die Annahme einer durch die Kammerung vertretenen, wenn auch nur in primitivster Form vorliegenden, physiologischen Individualisierung zurzeit nicht mehr wahrscheinlich genannt werden kann.

Für die Formenreihe der Globigerinen läßt sich mit voller Bestimmtheit feststellen, daß sie nicht als Catenal-Cönobien von Orbulinen, wie Haeckel meinte, aufgefaßt werden dürfen.

denn die kuglige Orbulinahülle ist eine späte Bildung, die sich bei einzelnen, keineswegs bei allen, Formen erst dann entwickelt, wenn sie das eigentliche Globigerinastadium schon hinter sich haben.

Die einfache stammesgeschichtliche Ableitung der mehrkammerigen Formen unmittelbar von einkammerigen durch einen einer Tochterbildung vergleichbaren Kammerzusatz erhält durch das Gesagte den ersten empfindlichen Stoß. Noch unwahrscheinlicher wird die Annahme einer derartigen Umwandlung von Einkammerigen zu Vielkammerigen dadurch, daß auch die Ableitung der mehrkammerigen Nodosarinen von den einkammerigen Lageninen mehr wie unsicher ist, wie die Untersuchung von Nodosarinen und Lageninen ergeben wird.

Die Besprechung der bei der Schalenbildung maßgebenden mechanischen Faktoren wird später zeigen, daß die Kammerung der polythalamen Formen nichts weiter als die direkte Folge eines »Periodischgewordenseins« des bei den monothalamen Formen im Gegensatz hierzu noch »kontinuierlich« verlaufenden Schalenwachstums ist, das sich von Haus aus ganz unabhängig von jeder Vermehrungsart bzw. von jeder Tochterindividuenbildung vollzieht[1]).

Wir können daher den Ausgangspunkt der seitherigen, oben charakterisierten Systeme nicht beibehalten, sondern müssen uns nach einem anderen Ausgangspunkt umsehen.

Einteilungsprinzipien für das natürliche System.

Die Paläontologie, die am ersten dazu geeignet scheint, hierin Rat zu schaffen, da sie die Schalen unserer Rhizopoden in so außerordentlicher Zahl und meist in gutem Zustand erhalten hat, läßt uns leider gerade am Anfange der Stammesgeschichte fast gänzlich im Stiche; sie hat uns aus den älteren paläozoischen Schichten nur spärliche Spuren, meist Steinkerne, deren Bestimmung sehr schwer und unsicher ist, überliefert, und bringt dann in der Karbonformation mit einem Male eine recht bedeutende Zahl von ganz verschiedenen Formen, von denen einige schon eine ziemlich hohe Stufe einnehmen[2]).

Die erste Entwicklung der Foraminiferen muß also schon vor der Karbonformation gelegen haben, ohne daß uns ihre Anfänge in den älteren Schichten erhalten geblieben sind. Trotzdem aber vermag uns die Paläontologie gewichtige Nachweise auch über die Beschaffenheit jener ersten nicht erhaltenen Thalamophoren, wenn auch erst auf indirektem Wege, zu geben. Vergleicht man die im Kohlenkalk erhaltenen Foraminiferen mit denjenigen späterer Perioden, so muß auf den ersten Blick auffallen, daß die weitaus meisten derselben ihre Wände aus Sandpartikelchen aufgebaut haben, daß ein anderer Teil dieser paläozoischen Formen bald in sandschaliger bald in kalkschaliger Schalentextur auftritt und daß rein kalkschalige Genera in

[1]) In wenigen später zu erwähnenden Fällen ist allerdings durch sekundäre Abtrennung der Wachstumsstücke eine besondere Vermehrungsart durch »Schalenzertrennung« auch auf dem Boden der Kammerbildung entstanden.

[2]) Die früher vorliegende Nachricht, daß sogar *Nummulites*, die zu den höchststehenden Formen gehört, die wir überhaupt kennen, bereits im Karbon vorkomme, hat sich nach van den Broecks Mitteilungen als unrichtig herausgestellt. Es handelte sich um tertiäre Verunreinigungen des von Brady untersuchten Karbon-Materials, das van den Broeck selbst an Brady geschickt hatte (cf. van den Broeck in: Bull. Séances Soc. V. malacol. Belgique., v. 33 1898 p. XXXV).

dieser Periode noch überaus selten sind. Schwager bei Bütschli (**88** »Protozoa« p. 246) macht die Angabe, daß in den verschiedenen Kohlenkalkproben, die er zu beobachten Gelegenheit hatte, *Archaediscus* Brady meist die allein rein kalkschalige Foraminifere war, die er in diesen Proben antraf. Die Vorherrschaft der sandigen Formen dauert vielfach durch Permo-Karbon[1]), Perm bis zur Trias fort, aus dessen oberster Stufe (Rhaet von Wedmore) Chapman[2]) beispielsweise noch 22 Sandschalige (nämlich 1 *Reophax*, 5 *Haplophragmium*, 9 *Ammodiscus*, 1 *Nodosinella*, 6 *Stacheia)* gegen 4 kalkschalige Formen (1 *Bulimina*, 1 *Nodosaria*, 1 *Marginulina*, 1 *Truncatulina)* beschreibt. Die Herschaft der Kalkschaler wird erst im Oberperm eingeleitet, erhebt sich aber zu einem Überwiegen über die Sandschaler erst seit dem Jura allgemein[3]).

Im Lias ist die Zahl der kalkigen Gattungen bereits mehr als doppelt so groß, als die der sandigen; und im Tertiär beträgt die Zahl der Kalkigen das Drei- bis Vierfache der Sandigen (Neumayr **87** p. 166).

Ganz besondere Beachtung verdient dann aber weiterhin der Umstand, daß sich in jenen frühen Schichten auch zahlreiche Übergänge von rein sandschaligen zu kalkig-sandschaligen und schließlich zu rein kalkschaligen Thalamophoren vorfinden; und zwar scheinen sich die in der Regel nicht perforierten Sandschaler ebensowohl in perforate als imperforate Kalkschaler umgewandelt zu haben. So treten die Endothyren, die zweifellos die Stammform der Rotaliariden darstellen, in solchen Übergangsreihen auf; so haben sich ähnliche Übergänge bei den Textuliniden und Nubeculiniden heute noch erhalten. Aus diesen Tatsachen hat schon Neumayr mit vollem Recht, wie ich überzeugt bin, geschlossen, daß sich die kalkschaligen Formen aus Sandschalern entwickelt haben. Zu seinen Argumenten füge ich noch ein anderes hinzu.

Es gibt nämlich eine ganze Anzahl von Formen, die der sonst geltenden Regel einer vielseitigen Anschlußmöglichkeit zuwider, sich gar nicht an andere Formen anschließen lassen, obgleich sie erst in paläontologisch sehr jungen Formationen oder gar erst rezent auftreten, zu einer Periode also, welcher schon viele andere Perioden mit wohlerhaltenen Foraminiferen vorausgegangen sind. Sie können von den früheren in Weiterentwicklung begriffenen Arten also ohne Zweifel nicht abgeleitet werden, sondern sind augenscheinlich Neulinge, die jedenfalls von unbeschalten Rhizopoden her durch Schalenbildung gerade erst zu Thalamophoren geworden sind. All diese Neulinge — fast die ganze Familie der Rhabdamminiden besteht aus solchen — sind sandschalige Formen, meistens stellen sie Röhren dar, die gelegentlich Anfänge einer ersten unregelmäßigen Segmentierung erkennen lassen, z. B. *Rhabdammina* Brady.

Wir dürfen also für unsere Ausgangsgruppe die Annahme machen, daß sie aus sandschaligen Thalamophoren bestand, und als Prinzip feststellen, daß sich

[1]) Cf. Chapman and Howchin in: Mem. geol. Survey of New South Wales; Palaeontology Nr. 14, Sydney 1905 p. 20.

[2]) Chapman F. in: Ann. Mag. nat. Hist. ser. 6 v. 16 p. 313.

[3]) Spandel, der im Gegensatz zu allen übrigen Forschern Kalkstruktur für *Ammodiscus* und *Nodosinella* behauptet, gelangt allerdings schon im Perm zur Behauptung einer Herrschaft von Kalkschalern.

perforate und imperforate Kalkschaler von sandschaligen Formen ableiten lassen, vorausgesetzt natürlich, daß sich beide in ihren sonstigen Eigentümlichkeiten genau entsprechen.

Mit diesen Erörterungen trete ich der Anschauung Haeckels, daß die chitinigen Schalen[1]) die ursprünglichsten seien, durchaus nicht entgegen; ich glaube aber, daß die chitinigen Schalen in den weitaus meisten Fällen, wenn nicht immer, erst zu Sandschalen geworden sind, bevor sie sich zu Kalkschalen umwandelten. Für diese Umwandlung haben wir paläontologische Beweise, während uns reine Chitinschalen aus den älteren Formationen überhaupt nicht erhalten sind.

Aus diesen Erörterungen folgt aber gleichzeitig, daß eine scharfe systematische Scheidung von Kalk- und Sandschalern nicht möglich ist; denn wenn auch die höchstentwickelten Sandschaler und Kalkschaler in der Regel nie mehr in ihrer Schalentextur überschlagen, nie mehr bald mit einer Sandschale auftreten bald mit einer Kalkschale, so zeigen doch die tiefer stehenden Formen so mannigfache Zusammenhänge und nach beiden Richtungen hin wechselnde Schalenkomposition, daß eine solche fundamentale Trennung an der Wurzel zum mindesten Zusammengehöriges auseinanderreißen würde. Eine Ordnung der Kalk- und Sandschaler darf also nicht aufgestellt werden; dagegen ist es zulässig und sogar zweckmäßig, von den höher stehenden Formen rein kalkschalige Formen als besondere Familien von sandschaligen oder in der Schalenkomposition wechselnden Formen abzuscheiden, wie ich dies durch Trennung der Nodosariden von den Nodosamminiden und der Rotaliariden von den Trochamminiden getan habe.

Die Paläontologie gibt uns aber noch weitere Winke zur Aufstellung des natürlichen Systems. Wenn wir solche Formen ins Auge fassen, die sich erst in paläontologisch bekannter Zeit auf eine höhere Entwicklungsstufe emporgehoben haben, oder wenn wir überhaupt irgend eine Fortbildung, die sich in paläontologisch bekannter Zeit an niederen Formen eingestellt hat, aufmerksamer betrachten, so wird sich meist die unbestreitbare Tatsache herausstellen, daß diese Weiterentwicklung ein Fortschreiten in der Festigkeit der Schalenkonstruktion bedeutet.

Beispiele für die Festigkeitssteigerung in der Phylogenie der Foraminiferen.

Einige Beispiele mögen genügen:

1. Das lehrreichste Beispiel liefern in dieser Beziehung vielleicht die Miliolinen, weil sie sich erst in paläontologisch bekannter Zeit entwickelt haben und weil diese Entwicklung ohne

[1]) Um eigentliches Chitin handelt es sich dabei nicht, da sich in verschiedenen Fällen Löslichkeit in Kalilauge hat nachweisen lassen (cf. Rhumbler in: Zschr. wiss. Zool., v. 57 1894 p. 442; Awerinzew in: Zschr. wiss. Zool., v. 74 1903 p. 482; und in: Arch. Protistenk., v. 8 1907 p. 95). Dieselbe Löslichkeit findet sich auch bei den meist als Chitin bezeichneten Kutikulabildungen vieler (? aller) Würmer (cf. Leydig, Lehrb. Histol., Frankfurt 1857 p. 29; E. Ehlers in: Zschr. wiss. Zool., v. 11 1862 p. 219).

Awerinzew hat diese in Alkalien lösliche Substanz der Rhizopoden neuerdings (loc. cit. 07 p. 110) als »Pseudochitin« bezeichnet und sie in die Gruppe der Albuminoide verwiesen; durch diese Einreihung gerät sie in die harmonierende Nachbarschaft der Gerüstsubstanzen bei Spongien und Coelenteraten (cf. Fürth, O. von: »Vgl. chem. Physiol. nied. Tiere«, Jena 1903 p. 668).

fühlbare Lücken bekannt ist. Weiteres wird man hierüber in der Einleitung zu den Milioliniden finden. Ich erwähne hier nur die Reihenfolge der einzelnen Genera und versuche den Nachweis, daß die späteren Genera eine festere Schalenstruktur besitzen, als die voraufgegangenen früheren Genera.

a) Aus Formen wie *Nodobacularia (Nubecularia) tibia* (Jones et Parker), welche bereits im Trias vorkommt und welche aus einer gerade gestreckten Reihe schlauchförmiger am Fundus aufgetriebenen Kammern besteht, entwickeln sich im Lias Ophthalmidien[1]), deren Primordialende spiralig eingerollt ist, während ihr Wachstumsende gerade absteht und noch völlig der genannten *Nodobacularia* gleicht.

Das Primordialende erlangt durch seine spiralige Einrollung eine größere Festigkeit. Es ist leichter einen gerade gestreckten Stab auseinanderzubrechen, als einen spiralig, wie eine Uhrfeder aufgerollten Stab, denn bei letzterem hat man die Widerstandskraft des Stabes nicht einmal wie bei der gestreckten Form, sondern so oft mal zu überwinden als der Stab bei seinen Umgängen die Bruchstelle passiert; außerdem wird durch die spiralige Aufrollung die Länge der Schale bedeutend verkürzt. Gewaltsame Einflüsse finden also für ihre Zerstörungsarbeit bei der eingerollten Form weniger lange Hebelarme vor als bei der gerade gestreckten; sie werden daher die eingerollte bei weitem nicht so leicht wie die gerade gestreckte Form zum Bruche führen können.

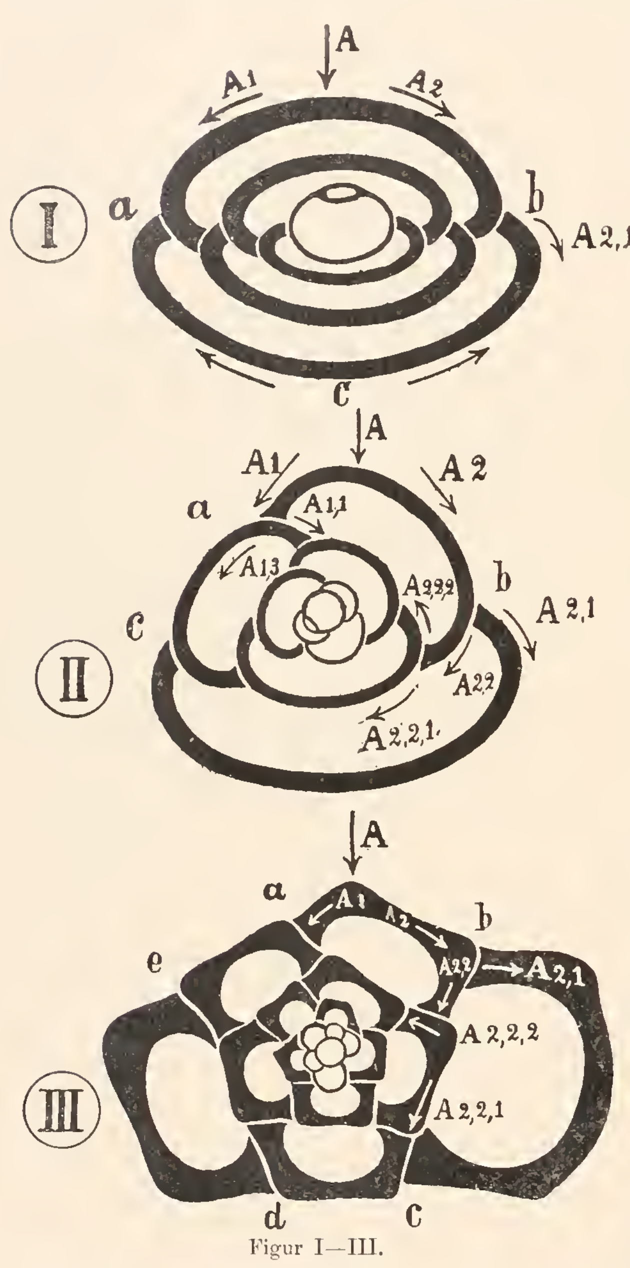
Aus diesen ersten durch die Einrollung am Primordialende gefestigten Ophthalmidien entwickeln sich dann einerseits verschiedene andere Ophthalmidien, andererseits Spiroloculinen und Formen, die teilweise bereits Übergänge zu den Quinqueloculinen andeuten. In vollendeter Gestalt treten *Spiroloculina* erst im Jura, *Quinqueloculina* erst in der Kreide auf. Diese Formen haben die Festigkeit der Einrollung über die ganze Schale ausgedehnt; sie sind also fester als ihre Stammform *Ophthalmidium*.

b) Eine zweite Reihe bei den Miliolinen wird durch die Genera *Biloculina* im Trias, *Triloculina* im Jura, *Quinqueloculina* vielleicht bereits auch im Jura, typischer und zahlreicher erst in der Kreide dargestellt. Auf die auffällige Tatsache, daß auch bei dieser Reihe wieder *Quinqueloculina* als das letzte Endglied erscheint, werde ich später zu sprechen kommen. Die Aufeinanderfolge der genannten Genera, deren enge Zusammengehörigkeit durch die Existenz mancher, gleichfalls später näher zu behandelnden, mikrosphärischen[2]) Biloculinen zur Genüge gesichert ist, entspricht genau einer Festigkeitsskala. *Biloculina* nimmt die niederste Festigkeitsstufe ein. Fig. I zeigt das Schema eines Querschnittes durch die Schale in der Mitte der Längsachse. Ein Druck (*A*), der die Biloculinaschale auf die am meisten gefährdete, weil infolge der Schalenform nach oben gewendete Breitseite treffen würde, könnte sich nur in der Richtung der Pfeile auf zwei, nämlich auf die beiden Insertionsstellen

[1]) Cf. Haeusler: »Bemerkungen über einige liasische Milioliden« in: Neues Jahrb. Mineral. usw., v. 1 1887; ferner: Hucke, K.: »Ein Beitrag zur Phylogenie der Thalamophoren« in: Arch. Protistenk., v. 9 1907, p. 35.

[2]) Diese mikrosphärischen Biloculinen sind oft an ihrem Primordialende wie eine *Quinqueloculina*, in ihrem mittleren Schalenteil wie eine *Triloculina*, an ihrem Wachstumsende endlich erst wie eine gewöhnliche megalosphärische *Biloculina* aufgewunden; die Aufwindungsweisen der drei Arten finden sich also in diesen Schalen vereint.

a und *b* der Endwand verteilen. Er würde diese Stellen auseinander zu treiben suchen, um so mehr als der Gegendruck der Schalenwand *C* in demselben Sinne wirken würde, wie die Pfeile im unteren Teil der Fig. I bei *C* zeigen, dabei brechen nun erfahrungsgemäß die Kammerwände gerade ganz besonders leicht an ihren Ansatzstellen ab.



Figur I—III.
Die verschiedenen Druckverteilungen bei Einwirkung äußerer Druckkräfte (*A*) innerhalb der biloculinären (Fig. I), der triloculinären (Fig. II) und der quinqueloculinären (Fig. III) Kammeranordnung. Bei *Biloculina* (Fig. I) finden sich auf dem Umkreis der Schalenoberfläche nur zwei Druckverteilungsstellen, *a* und *b*, die außerdem beide in einer gemeinsamen Ebene (*a b*) liegen; *Triloculina* (Fig. II) hat deren drei, *a*—*c*, in den drei verschiedenen Ebenen *ab*, *bc* und *ca*; *Quinqueloculina* (Fig. III) sogar deren fünf (*a*—*c*) in den fünf verschiedenen Ebenen *ab*, *bc*, *cd*, *de* und *ea*.

Was nun den *Biloculina*-Typus auf der Festigkeitsstufenfolge rückständig erscheinen läßt, ist vor allem der Umstand, daß die Ansatzstellen sämtlicher Kammern, mithin die Stellen erhöhter Bruchgefahr, alle in ein und derselben Ebene (*a b*) liegen, so daß in dieser Ebene leicht ein Auseinanderbrechen der Schale möglich bleibt.

Im Vergleich zu *Biloculina* hat die Kammeranordnung der *Triloculina* (Textfig. II) schon den Vorteil voraus, daß die Schale durch sie eine mit einer Schalenkante nach oben gerichtete Lagerung angewiesen erhält, daß sie also nicht wie *Biloculina* eine viel weniger widerstandsfähige Breitseite der Richtung der größten Gefahr entgegenzukehren gezwungen ist; dann aber verteilen sich auf sie einwirkende Druckkräfte in mehr als zwei Richtungen auf mehr als zwei Schalenstellen, wie die Fig. II, in welcher die Kräfteverteilung durch die Pfeile angegeben ist, ohne weiteres zeigen wird. Die einzelnen Wandstellen haben daher, zumal sie in ganz verschiedenen Ebenen liegen, bei den gleichen äußeren Angriffen weit weniger Widerstand zu leisten nötig als die einzelnen Schalenteile der *Biloculina*, sie werden daher denselben auch leichter Trotz zu bieten vermögen als die *Biloculina*-Wände.

Was in betreff der Kräfteverteilung bei *Triloculina* gesagt wurde, gilt in noch höherem Maße von *Quinqueloculina*; hier verteilen sich schädigende Kraftwirkungen in noch höherem Grade in noch mehr verschiedenen Richtungen auf die einzelnen Schalenteile (Textfig. III).

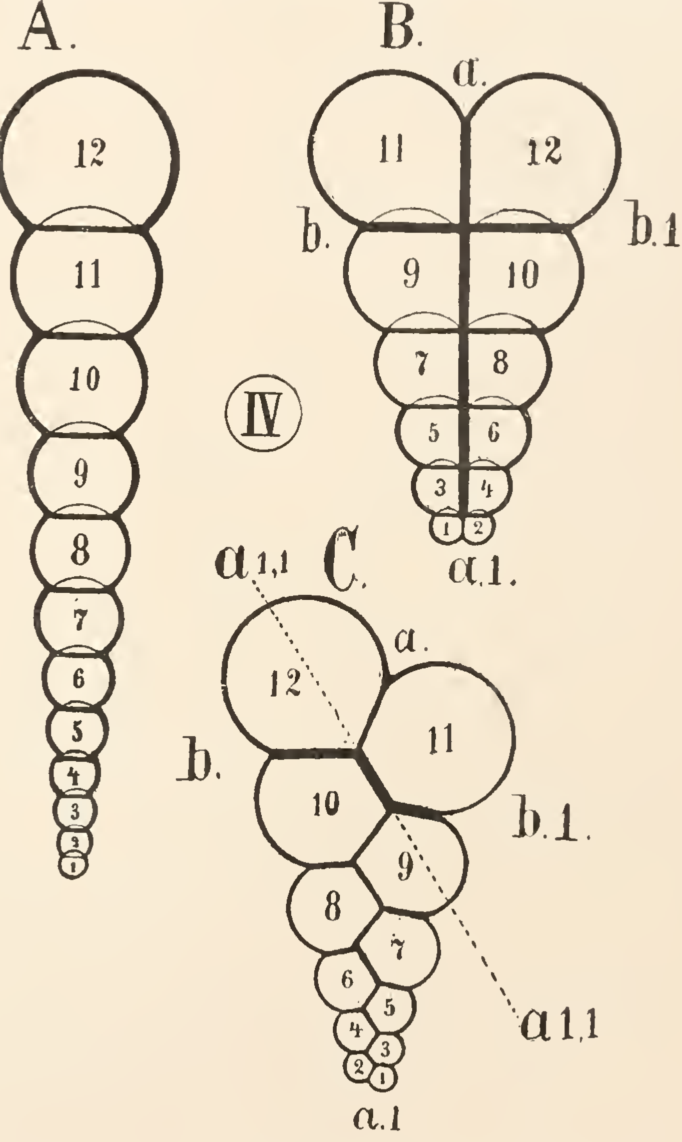
Im übrigen darf nicht vergessen werden, daß die Widerstandskraft im einzelnen Falle, außer von der Anordnungsweise der jeweiligen Kammern, im hohen Grade von der Zusammensetzung und Gestalt der Kammerwände selbst abhängt,

eine Kammerwand von besonderer Dicke, oder eine solche, die, wie es vorkommt, starke Rippen trägt, wird z. B. immer viel widerstandsfähiger sein als eine dünne Kammerwand oder eine Kammerwand ohne Rippen — so können Biloculinen durch die Struktur ihrer Schalenwand widerstandsfähiger werden als Quinqueloculinen mit an sich vorteilhafterer Anordnung der Kammerwände.

Bei gleicher Struktur der Schalenwand wird aber eine triloculinäre Anordnung der Kammern immer widerstandsfähiger als eine biloculinäre Kammerordnung sein müssen und ebenso wird unter derselben Bedingung die quinqueloculinäre Kammerordnung die widerstandsfähigste von allen dreien darstellen. Es läßt sich so begreifen, daß, von allen anderen Gründen abgesehen, einmal nicht alle Biloculinen bereits zu Quinqueloculinen umgewandelt worden sind, und daß andrerseits auch durch ihre Wandstruktur gut gefestigte Biloculinen sich trotz ihrer Festigkeit noch weiter zu Quinqueloculinen umbilden konnten, wenn der Kampf ums Dasein, der Aufenthalt in der Gezeitenzone etwa, besondere Anforderungen betreffs der Festigkeit an die Schalen stellte.

2. Fornasini (**96**) hat durch Untersuchung der an ihrem Primordialende zweireihige, an ihrem Wachstumsende einreihige Kammeranordnung aufweisenden *Bigenerina robusta* äußert wahrscheinlich gemacht, daß sich die zweireihigen Textulariden, wie ich schon früher (Rhumbler **95**) vermutet hatte, aus einreihigen Nodosinelliden entwickelt haben.

Die zweireihige Kammeranordnung besitzt aber offenbar eine weit größere Festigkeit als eine einreihige. Bei demselben Rauminhalt der Schale verringert sie die Schalenlänge um ca. die Hälfte. Außer durch die Längenreduktion der Schale ist aber durch die gegenseitige Lagerung der beiden Reihen bei dem Textularidentypus eine weitere Steigerung der Festigkeit erzielt worden. Die aufeinanderfolgenden Kammern sind nämlich nicht paarweise auf gleicher Höhe angeordnet, sondern die rechten und die linken Kammerreihen differieren um eine halbe Kammerhöhe voneinander. Während nämlich die ersterwähnte Anordnung, die annahmsweise in Textfig. IV B dargestellt ist und tatsächlich bei keiner einzigen Form wirklich angetroffen wird, bei aller Schalenverkürzung immerhin eine große Zerbrechlichkeit an den Kammernähten mit sich bringen müßte, kann dies von der wirklich vorkommenden alternierenden Anordnung der beiderseitigen



Figur IV A—C.

Schema soll zeigen wie die aus zwölf Segmenten bestehende Kammerreihe (Fig. A) verkürzt werden würde, wenn sie zu der fingierten zweikammerigen Anordnung der Fig. B überginge, wie sie sich aber zugleich größere Festigkeit sichert, wenn sie den wirklich vorkommenden Textularidentypus. Fig. C. zur Ausbildung bringt; das Übrige im Text.

Kammerreihen nicht behauptet werden. Die erste hypothetische Form müßte ein Auseinanderbrechen der beiderseitigen Reihen sowohl als ihrer einzelnen Glieder dadurch sehr begünstigen, daß die Längsnähte aller Kammern in eine gerade Linie aa_1 zu liegen kämen. Ebenso würden je zwei Quernähte in eine gemeinsame Bruchlinie (bb_1) zusammenfallen[1].

Bei dem wirklich vorkommenden Textularidentypus fallen dagegen niemals mehrere Kammernähte, niemals auch nur zwei derselben in eine Ebene, sondern jede Naht hat ihre Ebene für sich und stößt in ihrer Verlängerung auf Kammerhohlräume, die wie Hohlsäulen einen festen Halt abgeben (Fig. IV C $a_{1,1}$, $a_{1,1}$). Man sieht hieraus recht deutlich, daß die größere Festigkeit immer die ausschlaggebende Stimme gehabt hat, wenn es galt, unter verschiedenen möglichen Bauplänen auszuwählen.

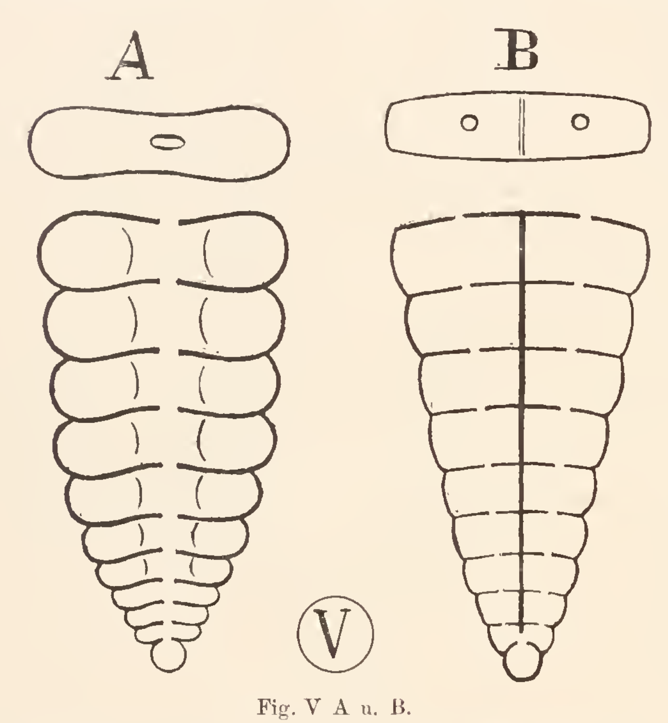


Fig. V A u. B.

Fig. V A. *Geinitzina (Geinitzella) cuneiformis* Spandel aus dem Zechstein, stark abgeplattet, mit Einschnürung in der Mitte der Breitseiten und langgezogener Mündung, hätte leicht in die fingierte Form B übergehen können, wenn der Mündungsschlitz sich, wie sonst häufig geschieht, in zwei Mündungsporen geteilt hätte.

Man könnte hier einwenden, daß der hypothetische, in der Tat nicht vorkommende Typus der Fig. IV B von vornherein nach den später behandelten mechanischen Gesetzen des Schalenaufbaues gar nicht möglich gewesen wäre, da wir später den wirklich vorhandenen Textularientypus als mechanische Notwendigkeit für einmündige Schalen mit geeigneten Randwinkelverhältnissen analysieren werden. Im Bedarfsfalle hätten sich aber die Verhältnisse leicht derart verschieben lassen, daß nicht, wie tatsächlich, aus einer, sondern gleichzeitig aus zwei getrennten Mündungen die Sarkodemasse vorgetreten wäre und nun vor jeder Mündung gleichzeitig eine Kammer errichtet hätte, wie dies Fig. V B hypothetisch veranschaulicht. Eine Mehrheit von Mündungen hätte, wie später erörtert, durch einfache Schalenabplattung leicht entstehen können und mehrmündige Formen finden sich auch sonst dicht neben einmündigen; hier hätten sie aber in der angegebenen Verwendung nur Unheil gestiftet. Das von Spandel aus dem Permokarbon und Zechstein beschriebene Genus *Geinitzina*[2]) kann direkt als eine Form angesehen werden, die bei nodosaroider Anordnung ihrer Kammern, durch ihre starke Abplattung und vor allem durch die Einsenkung in der Mitte der Breitseiten ihrer jüngeren Kammern an der Schwelle einer derartigen Doppelreihenbildung von Kammern angekommen war; sie scheint aber diese Schwelle nie überschritten zu haben.

Aus den zweireihigen Textularinen, welche schon im Karbon vorkommen, haben sich während der Kreidezeit weiter gefestigte dreireihige Formen ausgebildet. Das Genus *Verneuilina* in der Kreidezeit ist solch eine dreireihige Form; das Bindeglied zwischen ihr und *Textularia* ist in der gleichfalls zuerst in der Kreide auftretenden *Gaudryina* gegeben, welche bereits an ihrem Primordialende dreireihig, an ihrem Wachstumsende dagegen noch zweireihig, d. h. textularoid ist.

[1]) Um sich die Unfestigkeit eines solchen Kammerngefüges vorzustellen, braucht man sich nur daran zu erinnern, daß die Bäcker meistens einen derartigen Konstruktionsplan zur Herstellung ihrer Backwerke benutzen, wenn sie ihren Konsumenten die Zerteilung derselben in einzelne, den Gliedern des Gefüges entsprechende Stücke, erleichtern wollen. Der Frankfurter Kümmelweck ist z. B. nach einem solchen Bauplan gebaut.

[2]) Spandel **98** p. 8 f. 3 und in: Abhandl. naturhist. Gesellsch. Nürnberg 1901, p. 15.

Daß der dreireihige Typus der *Verneuilina* ein festerer als der zweireihige Textulariden-Typus ist, geht schon aus der gesteigerten Verkürzung der Schalenlänge hervor[1]). Außerdem ist jede Kammerscheidewand so gelagert, daß sie nicht bloß einen Kammerhohlraum in ihrer Verlängerung trifft, wie bei *Textularia*, sondern deren zwei, welche wieder wie Hohlsäulen, die Kammernaht stützend, festigend wirken.

3. In allen höheren Familien, so bei den Spirilliniden, Milioliniden, Textuliniden, Nodosariden und Rotaliden kommen bei derselben Kammeranordnung Formen mit glatter, schlichter Kammerwand neben solchen Formen vor, deren Außenwände durch mannigfache Reliefs oft sehr reich dekoriert sind. Wie sich erwarten läßt, sind die letztgenannten dekorierten Formen fast durchweg geologisch später erschienen, als die schlichtwandigen Formen, die offenbar ihre Stammeltern vorstellen[2]). Welcher Art aber auch diese Schalenornamente sein mögen, einerlei ob es sich um Leisten oder Knöpfe handelt und einerlei ob sie längs, quer oder spiralig auf den Schalenwänden verlaufen, immer steigern sie bei sonst gleichen Verhältnissen die Widerstandskraft der Wand, der sie aufsitzen (cf. p. 38).

Auch durch das spätere Auftreten der dekorierten Schalen, ist also die Festigkeitssteigerung in der Phylogenie der Schalen belegt. Die Dekorationen haben offenbar da, wo sie nicht in Form von Stacheln etwa als Abwehrwaffen dienen (cf. weiter unten), ganz ausschließlich den Zweck die Schalenwände zu kräftigen.

Man wird hier einwerfen, daß Dekorationen eine höhere Differenzierungsfähigkeit der Sarkode voraussetzen und daß darum schon das Schlichte vor dem Ornamentierten zuerst aufgetreten sein wird, ohne daß man darum auf Festigkeitsauslese zumuten brauche.

Hiergegen ist nur das Eine zu erinnern, daß die Organismen mit so großer Ökonomie arbeiten, daß sie kaum ihre Differenzierungsfähigkeit auf die Ausgestaltung nutzloser Dekorationen verwendet haben würden, wenn diese Dekorationen nicht von der Zuchtwahl als irgendwie zweckmäßig, wahrscheinlich als Verfestigungsmittel, gefördert worden wären.

Zum Schlusse noch die Bemerkung, daß man die systematische Stellung einer Foraminifere, bei der ich die Festigkeitsauslese als Leitmotiv hingestellt habe, darum nun nicht mit dem Hammer etwa prüfen kann. Es handelt sich hier natürlich nicht um eine »absolute« Festigkeitsskala[3]), bei der man diejenige Form als die höhere ansehen müßte, die Außendrucken am besten zu widerstehen vermag. Etwas Derartiges anzunehmen verbietet schon die verschiedene Lebensweise der Foraminiferen; — die Brandung wird höhere Festigkeitsanforderungen stellen als die Tiefsee u. dgl. m. — und außerdem die Verschiedenheit der stammesgeschichtlich überkommenen Mittel, mit denen die verschiedenen Arten zu wirtschaften angewiesen sind, um den

---

[1]) Während der Textularinen-Typus die ursprünglich einzeilige Kammerreihe der *Nodosinella* auf die Hälfte reduzierte, verkürzt der *Verneuilina*-Typus dieselbe sogar naturgemäß auf ein Drittel.

[2]) Z. B. nach Haeusler (93) fehlen im oberen Jura viele Modifikationen der Schalenverzierung bei Nodosarien noch, die von tertiären und rezenten Formen bekannt sind; nach Spandel (98) sind die Orthocerinen (= primäre Nodosarien) im Perm noch glatt, während sie im Jura Rippen tragen — usw.

[3]) Wie etwa bei der Härteskala der Mineralien.

den Außenbedingungen gerecht werdenden Festigkeitsgrad zu erreichen. Unter sonst gleichbleibenden Umständen wird eine festere Schale weniger festen gegenüber im Vorteil sein, die festeren werden darum sich mehren, durch ihre reichlichere Zahl auch reichlichere Gelegenheit zur Zusammenführung ihrer Schwärmsporen erhalten, und darum im Lauf der Zeiten numerisch die Oberhand über die wenigerfestschaligen Artgenossen erhalten und letztere darum allmählich ganz verdrängen, sobald die der Art zur Verfügung stehenden Nahrungsportionen knapp werden. Die weniger festen Schalen brauchen demnach nicht alle im Daseinskampf buchstäblich zerdrückt zu werden, um den festeren den Vorrang zu lassen, sondern die festeren Schalen, die weniger Totenopfer zu zahlen haben, werden durch ihr anwachsendes numerisches Übergewicht die schwächer beschalten allmählich, wenn die den Lebensmitteln entsprechende für die Art mögliche Maximalzahl von Individuen erreicht ist, zum Aussterben bringen.

Die Schale ist ihrem unverkennbaren Berufe nach ein Schutzorgan, in das sich das Tier zurückzieht, wenn es belästigt wird und sie kommt diesem Berufe um so besser nach, je fester sie ist; ebenso wie das Knochensystem des Wirbeltierkörpers seine Aufgabe um so besser erfüllt, je fester es ist; so daß die Knochenstruktur, wie wir durch die bekannten Untersuchungen Roux's wissen, das festigende Material auch hier stets so angeordnet finden, daß es bei bestimmter Menge eine möglichst widerstandsfähige Anordnung zeigt. Neuerdings hat auch Häcker für die Radiolarien die Steigerung der Widerstandsfähigkeit als Leitmotiv bei der Entwicklung des Skeletts erkannt.

Die den Foraminiferenschalen drohenden Gefahren, welche die Festigkeitsauslese bedingen.

Das Festigkeitsprinzip als Movens der Weiterentwicklung ist zu interessant und für die Aufstellung meines Systems zu wichtig, um die Frage unerörtert zu lassen, warum diese Bevorzugung der Festigkeit stattgefunden hat. Meiner Ansicht nach lautet die Antwort auf diese Frage einfach, weil die Foraminiferen meistens unter Verhältnissen leben, die ihre Schalen in hohem Grade der Gefahr des Zerbrechens aussetzen; es muß also eine fortwährende Auslese des Festeren stattfinden.

Schon die große Zahl zerbrochener und »wieder regenerierter« Schalen, die man in allen Grundproben findet, legt die Vermutung nahe, daß unsere Rhizopodenordnung vielfach solchen Gefahren ausgesetzt ist und durch dieselben zu leiden hat. Die Thalamophoren leben vielfach auf dem Meeresgrund in geringer Tiefe, wo die Bewegung des Wassers sie auf dem Boden entlang rollen oder sie gegen Steine und dergleichen anschlagen kann. oder wo sie zwischen von der See getragenes Gerölle geraten können. Schon Max Schultze (**54** p. 35, cf. auch p. 30) hat auf die Häufigkeit regenerierter Exemplare an solchen Stellen hingewiesen, wo eine starke Brandung herrscht, oder wo die Wasserhöhe des Fangortes gering war. Wer sich von der Ausdehnung solcher Gefahren einen Begriff machen will, den erinnere ich an die großen Transporte von Molluskenschalen und an die Schleifstücke solcher Schalen, welche zeigen, mit wie großer Kraft das Wasser in geringen Tiefen auf die Bestandteile des Meeresbodens und auf



seine Bewohner zu wirken vermag, Verhältnisse, die durch eine vor einiger Zeit erschienene Schrift Heinckes[1]) eine interessante Beleuchtung gefunden haben. Wie groß die den Schalen von seiten des Gerölls drohende Gefahr sein kann, scheint mir aus der Tatsache zu erhellen, daß ich an besonders schillreichen Gegenden der Nordsee öfters selbst in sehr großen Grundproben überhaupt keine Thalamophorenschalen gefunden habe, obgleich sie selbst in kleinen Grundproben anderer Komposition sonst niemals fehlten.

Auch Williamson (**57** p. XII) hebt schon hervor, daß die Foraminiferen kiesige oder grobsandige Gebiete des Meeresbodens nicht lieben, sondern feinkörniges oder schlammiges Sediment vorziehen. Nach den Angaben Walters (**93** p. 210) leben auf dem Sandgrunde an der belgischen Küste nur dickere kräftigere Formen, während die dortige Schlammfauna zahlreichere, aber zartere dünnschalige Formen enthält. Er sagt (loc. cit. p. 214) die Schalen der benthonischen Formen sind »massiv und um so kräftiger gebaut, je flacher und bewegter das Wasser ihres Lebensgebietes ist«. Dies ist um so weniger verwunderlich, als sie selbst das Gebiet der Ebbe nicht verschmähen. Nach Miller und Brock[2]) bleiben im Golf von Bas Escaut (Belgien) an einzelnen Punkten bei der Ebbe größere Tümpel zurück, die von lebenden Foraminiferen wimmeln. »Am Rande dieser Tümpel sieht man eine weiße schlammige Masse, die aus dem Detritus leicht zerstörbarer Organismen besteht, gemischt mit Millionen toter Foraminiferen.«

Die im seichten Küstenwasser lebenden Formen müssen beim Gezeitenwechsel und bei Stürmen oder stark bewegter See in hohem Grade durch die Bewegung der gewaltigen Wassermassen gefährdet sein.

Ich habe in einer Grundprobe von Korsika fast ein Drittel der zahlreich in ihr vorhandenen Polystomellen, zum Teil mit recht erheblichen Narben regeneriert angetroffen. Polystomellen der gleichen Art von anderen Fundorten fand ich sonst nie in gleicher Zahl regeneriert, der Fundort bei Korsika muß den Foraminiferen besonders erschwerende Existenzbedingungen geboten haben; auch die anderen in der Grundprobe vorhandenen Formen wiesen auffallend viel regenerierte Exemplare auf.

Es mag dies genügen, um das Gefährdetsein der Foraminiferenschalen in niedrigem Wasser zu beweisen; nur möchte ich noch auf die von Schlumberger abgebildete regenerierte *Quinqueloculina disparilis* d'Orb. aus dem Golf von Marseille (**93** p. 71 Fig. 22) hinweisen, weil sie mit ihren dicken Kammern recht klar vor Augen führt, daß es nicht bloß die dünnschaligen schmächtigen Foraminiferen sind, welche gegen schädigende und zerstörende äußere Einwirkungen zu kämpfen haben.

Aber die Wasserbewegung ist für die kleinen Gehäuseträger nicht die einzige Gefahr, welche ihr Gehäuse bedroht. Auf dem Meeresgrunde leben neben ihnen und mit ihnen noch sehr viele andere Tiere, durch deren Bewegungen sie in empfindlicher Weise belästigt werden

[1]) Heincke, Fr.: »Die Mollusken Helgolands« in: Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, herausgegeben von der Kommission zur Untersuchung der Deutschen Meere in Kiel und der biologischen Anstalt auf Helgoland. Neue Folge. I. Band p. 140 u. 141.

[2]) Miller und Brock in: Verh. K. K. geol. Reichsanstalt Wien 1873, p. 203. Zitiert nach Walther (**93** p. 210).

können[1]), vor allem sind es wohl die Schnecken, deren breite über sie hinweggleitende Sohle die Festigkeit ihres Gehäuses auf eine harte Probe stellen muß, selbst wenn die Schnecken, was meistens der Fall sein mag, ihnen selbst nicht nachstellen[2]), sondern etwa nur dieselben diatomeenreichen Weideplätze wie die Foraminiferen aufsuchen.

Man erkennt, wie die Festigkeit des Gehäuses auch dann noch ein Selektionsprinzip bleiben konnte, wenn es sich um Formen handelte, welche in größeren Tiefen lebten und dadurch mehr oder weniger gegen die vom Wasser bewirkten Bewegungen des Bodens geschützt waren.

Im Globigerinenschlamm, der bekanntlich nur in bedeutenderen Meerestiefen (ca. 750 — 5400 m) abgelagert wird, finden sich außerordentlich viel Schalentrümmer neben den erhaltenen Schalen. Woher stammen diese Trümmer? Man könnte zunächst daran denken, daß sie beim Gewinnen der Grundprobe durch den Druck des Lotes oder durch das Gewicht des Inhaltes der Dredge und durch den Widerstand des Wassers beim Aufholen des Fanges entstanden seien; diese Faktoren mögen in der Tat oft die Zahl der Trümmer sekundär vermehren, es gibt aber ganz gewiß auch Trümmer, die dem Schlamm ursprünglich angehören. Das wird durch die zahlreichen, auf dem Globigerinenschlamm lebenden, Fremdkörper benutzenden Foraminiferen bewiesen, die oft ihre Gehäuse ganz aus Trümmern anderer Foraminiferenschalen aufbauen (cf. Taf. II Fig. 10, 13, 16, 17, Taf. VIII Fig. 2). Es müssen dem Gehäuseträger, der die Schalen offenbar nicht selbst zerbrochen haben kann, Schalensplitter in genügender Zahl auf einem jedenfalls doch nur sehr beschränkten Raum zur Verfügung gestanden haben, um solche Gehäuse aufzubauen.

Die sicher in der Tiefsee vorkommenden Schalentrümmer können, soweit sie, was meistens der Fall ist, pelagisch lebenden Globigerinen angehören, entweder schon als Trümmer aus den oberen Wasserschichten zu Boden gesunken sein, oder die gesunkenen Schalen sind erst nachträglich zertrümmert worden, nachdem sie auf dem Meeresboden angekommen waren. Für den ersten Fall gibt es zwei Möglichkeiten. Entweder sind die herabsinkenden Globigerinentrümmer während der Brutbildung entstanden, bei der ja gelegentlich Schalenzertrümmerungen vorkommen[3]), oder die Schalen sind von äußeren Gewalten im pelagischen Reiche zertrümmert worden.

Die erste Annahme kann für ausgeschlossen gelten; die meisten Globigerinen-Arten, deren Trümmer man in sicher bestimmbarem Zustande in den Grundproben findet, besitzen so auffallend große Kammermündungen, daß mehrere Dutzend jugendlicher Tiere, selbst wenn sie schon mehrere Kammern zur Ausbildung gebracht haben, mit einem Mal ohne Drängen durch

---

[1]) Ich habe oft über die Umwälzungen gestaunt, welche Krebse und Echinodermen namentlich zur Herbstzeit auf dem Boden der Seewasseraquarien des Göttinger Zoologischen Instituts zuwege brachten. Die Tiere an Umfang weit übertreffende Steine wurden verschoben, Gruben wurden gegraben, kleine Berge aufgeworfen usw. Diese Verschiebungen können nicht ohne Gefahr für die Foraminiferenschalen bleiben.

[2]) So halte ich es auch für eine Schutzvorrichtung besonders gegen Schnecken, wenn sich auf Hydrozoenstöckchen oder Algen festsitzende Foraminiferen, wie *Truncatulina lobatula* und einige Miliolinen, nochmals mit einer elastischen Sandhülle außerhalb ihrer Schalen umgeben (Textfig. XXVII und XXVIII).

[3]) Z. B. nach Beobachtungen Schaudinns (**94** p. 162) bei *Discorbina globularis*.

sie hindurch treten können[1]). Die hiernach übrigbleibenden äußeren Gewalteinflüsse können nur in ganz geringem Grade in Wasserbewegungen bestehen, denn die Wasserbewegungen sind, solange die Größe des Gehäuses eine gewisse Grenze nicht überschreitet, nur da von Gefahr, wo sie über festen Grundmassen erfolgen, gegen die die Schalen angeschleudert werden können. Es bleiben äußere Feinde, welche die Zertrümmerung pelagischer Schalen schon vor ihrem Sinken besorgen könnten. Daß solche tatsächlich vorhanden sind, beweisen regenerierte Wunden, die man oft an pelagischen Formen (Taf. XXVI Fig. 20; Taf. XXX Fig. 19) wahrnimmt. Ich glaubte ursprünglich, daß die vielen Globigerinentrümmer vielleicht aus den Faeces von Fischen, welche Globigerinen als Nahrung aufgenommen hätten, frei würden, wobei Herr Geheimrat Hensen die Vermutung aussprach, daß bei der Seltenheit pelagischer Fische und der Häufigkeit der besprochenen Trümmer vielleicht eher an Crustaceen zu denken sei, welche die Schalen zwischen ihren harten Kiefern zersplitterten. Ich stimme ihm jetzt vollständig bei, denn die Art der Wunden und die Tatsache, daß die regenerierten Tiere ihren Angreifern wieder entkommen sein müssen, lassen sich schlecht mit dem Angriff von Fischen, welche die Globigerinen vermutlich mit einem Male verschlingen würden, in Verbindung bringen, sehr gut aber auf die Attake von kleinen Krustern zurückführen. Ich selbst habe einmal eine *Reophax difflugiformis* in den Kiefern eines kleinen Kopepoden eingeklemmt gefunden.

Man hat also mit der Tatsache zu rechnen, daß die in den Globigerinenablagerungen enthaltenen Globigerinensplitter z. T. wenigstens von räuberischen Angriffen während des pelagischen Lebens herrühren. Neben den aus den pelagischen Gebieten herabgefallenen Globigerinen kommen aber auch auf das Bodenleben angewiesene Formen in zertrümmertem und »regeneriertem« Zustand, wenn auch bei weitem seltener als die Globigerinensplitter, vor; sie beweisen, daß auch auf dem Boden der Tiefe äußere schädigende Gefahren nicht fehlen.

Wir können die den Schalen allgemeinhin drohenden Gefahren in drei Gruppen einteilen, erstens in solche, welche durch Wasserströmungen auf dem Meeresboden, zweitens in solche, welche durch Bewegungen größerer Tiere und drittens in solche, welche durch direkte Angriffe von Räubern verursacht werden. Es ist klar, daß alle eine Festigung der Schalen durch Auslese herbeiführen können. Während aber den Gefahren der Strömungen bloß durch Festigkeit gesteuert werden kann, werden die an zweiter und dritter Stelle von Tieren ausgehenden Fährnisse auch auf andere Weise, nämlich durch Ausbildung von Schutzwaffen, abgeschlagen werden können. Die Ausbildung von scharfen Stacheln auf der Schalenoberfläche wird dahinkriechende Schnecken voraussichtlich ebensogut daran hindern können, ihren Weg über die Schale hinwegzunehmen, wie sie Räubern einen sonst vielleicht verlockenden Bissen

[1]) Den Mitteilungen Schaudinns gegenüber hat Schlumberger (96 p. 5) den meiner Ansicht nach berechtigten Einwand erhoben, daß die jungen zarten Discorbinen die kräftige Mutterschale nicht durch Aufbrechen öffnen können, weil sie dabei einen Gegendruck auszuhalten haben würden, der ihre Embryonalschale zersprengen müßte. Er hält vielmehr eine Resorption der Wand der Mutterkammer für sehr wahrscheinlich, zumal er bei großen *Orbitolites* von Samoa die mit Embryonen gefüllten äußeren Kammern jeder äußeren Wand beraubt fand. Von derartigen, offenbar nur unter besonderen Umständen notwendigen Resorptionen lassen die gesunkenen Globigerinenschalen nichts erkennen.

verleiden kann. Es kann daher nicht verwundern, wenn da, wo Strömungsgefahren nicht vorhanden sind, die Festigkeitsauslese suspendiert und an ihre Stelle die Ausrüstung mit Waffen eingesetzt worden ist, zumal wenn andere Erfordernisse, wie bei den gleich zu besprechenden Globigerinen, gegen das Überhandnehmen der die Schalenfestigkeit bedingenden Faktoren ankämpften.

Ausnahmefälle: Schalen, bei deren Entstehung die Festigkeitsauslese aus irgend welchen Gründen nicht in Wirksamkeit trat.

So verständlich dem Gesagten zufolge die Festigkeitsauslese ist, ebenso begreiflich ist es auch und ebenso zweifellos ist es, daß die Festigkeitsauslese beim Zustandekommen einiger Formenreihen trotzdem außer Tätigkeit gesetzt wurde. Ausnahmen bestätigen die Regel, sofern sie durch Ursachen erklärt werden können, welche die Regel nicht umstoßen. Eine solche Erklärung scheint mir aber bei den nachgenannten Ausnahmen überall möglich und naheliegend zu sein.

Erstens haben sich die pelagisch lebenden Globigerinen, die den Gefahren des Meeresbodens nicht ausgesetzt sind, der Festigkeitsauslese durch ihren Aufenthaltsort entzogen. Sie haben nach einer Ausdehnung ihrer Gehäuse auf weiteren Umfang hingestrebt, um ihre Schwimmfähigkeit zu erhöhen, obgleich durch diese Ausdehnung für äußere Gewalten größere Hebelarme geschaffen und hierdurch also die Schalen zerbrechlicher wurden. Die Zerbrechlichkeit wurde bei dünnschaligen Gehäusen mit dem Schalenwachstum allmählich so groß, daß selbst die Wellenbewegung für ältere Gehäuse gefahrdrohend wurde und diese sich durch Umhüllung mit der oben schon erwähnten Orbulinaschale schützen mußten. Den von seiten ihrer Feinde (jedenfalls Kopepoden cf. oben) drohenden Gefahren haben sie durch Ausbildung langer Stacheln zu begegnen gesucht, um so mehr als durch die Stacheln noch ein vielleicht weit größerer Vorteil erreicht wurde, nämlich die Oberflächenvergrößerung und die Vergrößerung des Reibungswiderstandes der Schale, welche diese planktonischen Formen am Sinken verhindern.

Zweitens haben sich die Orbitoliten der Festigkeitsauslese auf Grund ihrer Kernverhältnisse entzogen. Durch die Untersuchungen Verworns (**88** p. 462) wissen wir, daß lädierte Schalen oder Schalenbruchstücke ihre Defekte dann zu regenerieren vermögen, wenn der dem Bruchstück zugehörige Weichkörper einen Kern besitzt. Da nun bei der Enge der Mündungsporen von Orbitoliten die wenig widerstandsfähige Kernmasse leicht in Stücke zerteilt wird, wenn sie, was häufig zur Beobachtung kommt, von Kammer zu Kammer verschoben wird; so werden die Orbitoliten sehr frühe vielkernig. Sie besitzen daher schon in früher

[1]) Einen recht augenfälligen Grund besitzt u. a. auch die bekannte Vielkernigkeit der in dem Froschrektum schmarotzenden *Opalina*. Dieses Infusor nimmt bekanntlich seine Nahrung endomotisch durch die Körperoberfläche auf, und diese ist darum durch Abplattung des Körpers stark vergrößert. Die dünne Scheibe mit ihrer großen Oberfläche, wie sie im Opalinakörper vorliegt, ist aber zwischen den von der Insektennahrung herstammenden Chitinresten mit ihren oft scharfen Rändern, wie man sich leicht durch Augenschein überzeugen kann, mehr oder weniger hochgradigen Verletzungen oder Durchschneidungen ausgesetzt. Daher die Vielkernigkeit der *Opalina*, die dem Körper ein hohes Regenerationsvermögen mitteilt.

Jugend außerordentlich viele und kleine, im Weichkörper zerstreute Kerne (cf. Bütschli **86** p. 80, Lister **95** p. 432, 434). Selbst geringste Bruchstücke müssen daher regenerationsfähig sein, und sind es in der Tat, wie aus zahlreichen Exemplaren hervorgeht, deren zentraler Teil aus einem nicht zu verkennenden, oft minimalen Bruchstücke einer größeren Schale besteht (cf. Carpenter **83**, Rhumbler **92** p. 257). Es läßt sich gerade bei den Orbitoliten recht deutlich erkennen, wie die Zerbrechlichkeit der scheibenförmigen Schalen nur zugunsten einer raschen Verbreitung und einer weiten Ausstreuung der Individuen gefördert worden ist. Sie sind Seichtwasserformen, die, wie ich aus einem recht zahlreichen lebensfrisch abgetötetem Material ersehe, das ich der Güte der Herrn Professoren Verworn und Schauinsland verdanke, nicht nur, wie man bislang wußte, während ihrer ersten Jugendstadien, sondern unter Umständen auch zeitlebens mit ihrer Breitseite Algen aufzusitzen pflegen (Taf. XIV Fig. 1). Da sie sich mit ihrer diskusartigen platten Gestalt der pflanzlichen Unterlage aufs engste anschmiegen, so werden, solange die Scheibenränder nicht seitlich über die pflanzliche Unterlage hinausgewachsen sind, geringere Wasserbewegungen ohne Frage über sie hinstreichen können, ohne sie von ihrer Unterlage wegzureißen; die geringe Schalenhöhe gewährt nämlich nur ganz spärliche Angriffspunkte und die Scheibe wird mit der Algenblattfläche zugleich in die Stromrichtung eingestellt, so daß sie nur die Schalenhöhe der Stromrichtung entgegenkehrt. Das ändert sich aber sobald die Orbitolitesscheibe über die Ränder des Algenblattes hinauswächst — ich besitze Exemplare von *Orbitolites complanata* (von El Tor an der Sinaiküste aus Verworns Sammlung), die bei 9 mm Schalendurchmesser, auf Algenblättern von 1 mm Breite festsitzen, also beiderseits um 4 mm über ihre Unterlage seitlich hinausragen — bei starker Strömung kann die überstehende große Scheibe leicht losgerissen werden. Die Gefahr des Zerschellens wird erst bei einer gewissen Größenstufe, wenn an sich schon die Schalen für zerbrechende Einwirkungen leichter faßbar sind, und erst bei einer gewissen Stromstärke eintreten. Dieselben Faktoren, die den Bruch der Schalen fördern, steigern zugleich die Möglichkeit einer weiteren Ausstreuung der zu Tieren von gewöhnlicher Größe regenerierenden Bruchstücke. Derartige regenerierte Schalen, die im Zentrum das Bruchstück, aus dem sie hervorgegangen sind, noch deutlich erkennen lassen, finden sich bei allen *Orbitolites*-Arten recht häufig. Die Zertrümmerbarkeit hat sich hier nicht durch Festigkeitssteigerung verloren, weil sie ein Mittel zur Verbreitung der Art, in geeigneten Zeiten, bei besonders stark bewegtem Wasser bot. Wie groß die Transportfähigkeit der einmal von ihrer Unterlage los getrennten Orbitolitesschalen durch die Wasserströmung ist, das geht am deutlichsten aus den massenhaften Zusammenspülungen derselben und ihrer Trümmer an manchen Küstenrändern von Korallenriffen hervor (Dana **72** p. 152, Rhumbler **02** p. 196).

Drittens haben, wie ich mit Neumayr fest überzeugt bin, die Nodosarinen durch ein ähnliches Streben nach Vervielfältigung und durch den losen Bau ihrer Schale zur Entstehung der Lageninen geführt; ich kann daher Haeckel und den früheren Autoren entgegen die Lageninen nicht für den Ausgangspunkt der Nodosarien und der anderen Polythalamien ansehen, sondern halte im Einklang mit Neumayr umgekehrt die Nodosarien für die Stammform der Lageninen, wenn auch meine Auffassung über die Art dieser Entstehung eine andere

ist als diejenige Neumayrs, wie aus dem Späteren hervorgehen wird. Grund dieser Auffassung ist das paläontologische Vorkommen von Nodosarien und Lageninen, sowie die durch diese Ableitung resultierende Möglichkeit, die Lageninen auf dem Wege *Nodosinella*, *Nodosaria*, *Lagena* mit sandschaligen Stammformen in Verbindung zu bringen, von denen sich auch alle übrigen Foraminiferen herleiten lassen.

Ob Festigkeitsauslese, oder Bruchfähigkeitsauslese (mit Regenerationsvermögen der Schalenstücke) bei den einzelnen Genera eintrat, das wird ganz auf die Lebensverhältnisse des Wohnortes der betreffenden Genera und auf ihre phylogenetische Herkunft ankommen.

Viertens haben augenscheinlich auch noch einige andere Foraminiferen, wie dies von Schaudinn (95) für *Calcituba polymorpha* sicher nachgewiesen ist, eine wenigstens an einzelnen Stellen der Schalen gesteigerte Zerbrechlichkeit zum Abstoßen alter Schalenteile oder zu Vermehrungszwecken verwertet. So zeigt *Frondicularia compta* (Taf. XXI Fig. 1, 2) nach einer gewissen Anzahl von Kammern gewöhnlicher Ausbildung solche, die durch ihre geringe Breitenausdehnung auffallen (Taf. XXI Fig. 1a bei a. Sch.). An den Stellen, wo diese Schmalkammern vorkommen, muß die Zerbrechlichkeit der Schale eine sehr große sein und man findet dementsprechend verhältnismäßig selten größere Reihen von Kammern, sondern meist nur an den Schmalkammern auseinandergebrochene Kammersätze, deren Hinterende noch den Hals der durchgebrochenen Kammer umschließt (Taf. XXI Fig. 2). Von dieser Form ist überhaupt noch kein Stück mit Embryonalkammern zur Beobachtung gekommen; nur derartig abgebrochene Kammersätze sind bis jetzt von ihr bekannt. Dieselbe Deutung beanspruchen auch die Kammersätze von jeweils fünf Kammern der *Vaginulina lequilensis* Forn., die ich Taf. XXI Fig. 5, 6 abgebildet habe; sie umfassen an ihrem Hinterende noch deutlich den Kammerhals, durch dessen Abbrechen sie frei geworden sind.

Fünftens. Während in dem vorigen Passus Formen angeführt wurden, die eine in dem Bauplan der Schale gegebene Festigkeitslücke zum Auseinanderbrechen benutzten, sehen wir bei *Orbitolites duplex* den Schalenbruch dadurch erleichtert und geradezu provoziert, daß diese Form in geraden Linien, aber offenbar sonst nicht gesetzmäßig angeordnete Resorptionsstreifen durch ihre Schalenscheibe hindurchziehen kann. Die Wände der Kammern, die auf diesen Streifen liegen, werden resorbiert und erscheinen dann auf manchen Stadien nur noch wie ganz dünne Schaumwände eines groß blasigen Seifenschaumes, oder es bleiben sogar nur die Kanten der Schaumwände stehen. die ganz gewiß bei dem geringsten Insult von außen her durchbrechen müssen (Taf. XIV Fig. 6—8). Daß eine Regeneration derartig von dem Tier selbst provozierter Bruchstücke zu größeren Schalen stattfindet, lehrt Fig. 8 Taf. XIV, wo sich die Regeneration schon im Gang zeigt, indem die bruchrandständigen Kammerwände durch starke Auflagerungen von Schalensubstanz wieder ausgefestigt sind, während noch von dem Bruch nicht benutzte Strecken von Resorptionsstreifen im Scheibeninneren die frühere Anwesenheit einer größeren Zahl derselben bekunden. Diese Einleitung des Bruchs durch Resorption von Schalensubstanz scheint im übrigen selten zu sein, ich habe sie unter mehreren Tausenden von Schalen nur ca. fünfmal angetroffen. Vor Verwechslungen mit laciniaten und anderen anormalen, vor allem mit äußerlich abgeriebenen Formen ist hier zu warnen; das Kriterium

der Erscheinung, die schaumwandähnliche Verschmächtigung der Schalenwände auf gewissen gerade gestreckten Linien »durch die ganze Schalendicke hindurch«, ist für diese Vorgänge allein maßgebend. Dieser Fall ist m. E. besonders interessant, er zeigt, wie der *Orbitolites-organismus* sich den äußeren Faktor der Bruchgefahr, durch innere Faktoren, Resorption bereits bestehender Schalenpartien, zu Nutzen gemacht hat. Was vorher gewaltsam geschah, leitet sie im Laufe ihrer Phylogenie selbsttätig ein. Es liegen hier Verhältnisse vor, die von der Vererbung erworbener, von außen aufgezwungener Vorgänge nicht allzuweit abstehen dürften. Das Fig. 6 Taf. XIV abgebildete Exemplar hat am Rande einen Brutraum (BR.) zur Ausbildung gebracht; die Resorptionsstreifen scheinen hier die Ausstreuung der Brut unterstützen zu sollen.

Sechstens ist *Syringammina* Brady zu nennen, eine vielfach auf sich selbst zusammengeknäulte Sandröhre von so hinfälligem Bau, daß sie meist auseinanderfällt, sobald sie aus dem Wasser genommen wird. Sie lebt aber in so beträchtlicher Tiefe (1000 m und mehr), daß sie von Wasserbewegungen voraussichtlich nicht insultiert werden wird; ob sie an ihrem Wohnort vor den Insulten der Schnecken und andrer Tiere sicher ist, steht dahin. Die dunkelgefärbte Sarkode, die Brady erwähnt, scheint mir auf einen Schlickbewohner und Schlickfresser hinzudeuten, der vielleicht im Schlick selbst eingebettet, von äußeren Gefahren so gut wie nichts zu leiden hat. Auf alle Fälle ist sie eine sehr ursprüngliche Form, wahrscheinlich ein rezenter Neuling, der noch nicht lange genug unter der Festigkeitsauslese gestanden hat, um ein festeres Gehäuse zu produzieren. Fossil ist sie natürlich nicht bekannt.

Kann eine Familie der Perforata und der Imperforata aufrecht erhalten werden.

Wir haben nun bereits die Bedeutung der Sandschaler und das Festigkeitsprinzip zu Führern bei Aufstellung des natürlichen Systems gewonnen; sie helfen wohl schon bedeutend, sie reichen aber zur genaueren Ausarbeitung des Systems noch nicht aus.

Zunächst mag die Frage erörtert werden, ob die Perforation oder der Mangel einer solchen als Scheidungsmittel für besondere Stämme verwendet werden kann? Mit diesem Unterschiede verhält es sich gerade, wie mit der Unterscheidung von Arenosen und Kalkschalern; wenn auch ganze Gruppen der höher stehenden Foraminiferen entweder perforiert oder nicht perforiert sind, so ist dies doch nicht mit allen der Fall, und namentlich zeigt die wichtige Stammgruppe der Endothyren und diejenige der Nodosinelliden, perforierte Vertreter neben solchen ohne Poren; ebenso verhält es sich mit den Fusulinen und auch mit den Orbitoliten, wenn die Familie der *Orbitolitidae* in meiner Fassung zu Rechte bestehen kann. Vor einigen Jahren habe ich gezeigt, daß die sich sonst an die gänzlich imperforierten Milioliniden eng anschließende *Peneroplis pertusus* Forsk eine dicht und sehr fein perforierte Embryonalkammer besitzt (Rhumbler **94** p. 335). Das gleiche Verhalten konnte dann von Awerinzew (**03** p. 479) für die »spiralige Varietät von *Orbitolites complanata* Lam«[1]) und von

[1]) Wahrscheinlich meint Awerinzew mit »spiraliger« Varietät von *Orbitolites complanata* die mikrosphärische Form derselben oder *O. marginalis*. Nach Lister scheint die Perforation den mikrosphärischen Embryonalkammern zu fehlen und auch die Perforation der Megalosphäre von *Orbiculina* kein konstantes Vorkommen zu besitzen. Lister (loc. cit. p. 99) sagt: »both megalosphere and spiral passage frequently exhibit the perforated condition found in *Peneroplis*«.

J. J. Lister (**03** p. 95, 99, 102) für die Megalosphären von *Orbiculina* und für diejenigen von *Orbitolites marginalis* festgestellt werden, während es anderen Orbitoliten nicht zuzukommen scheint.

Schon **1870** wollten Zwingli und Kübler das imperforierte Genus *Cornuspira* mit dem perforierten Genus *Spirillina* vereinigen und das Fehlen oder Vorhandensein der Perforation nur als Speziesmerkmal gelten lassen; auch Steinmann (81) sprach sich für die Zusammengehörigkeit beider Genera aus.

Das Durcheinandergehen von perforierten und nicht perforierten Formen ist namentlich bei sandschaligen Foraminiferen so weitgehend, daß man z. B. in den Genera: *Valvulina, Tetrataxia, Textularia, Endothyra, Nodosinella, Stacheia* perforierte und imperforierte Vertreter in nicht zu scheidendem Gedränge nebeneinander findet (cf. Neumayr **87** p. 167).

Als stämmetrennendes Merkmal kann also die Perforation nicht benutzt werden, wenn sie auch für die höheren Gruppen der Nodosariden und Rotaliden mit zur Diagnose derselben verwendet werden kann, denn bei diesen Familien greift die Perforation durch alle Formen in mehr oder weniger charakteristischer Ausbildung durch, bei den anderen Familien dagegen nicht.

Vor einiger Zeit hat A. Kemna (**03** p. 61—72) von neuem den Versuch gemacht, den früheren Gruppen der *Perforata* und *Imperforata* wieder zu Ehren zu verhelfen. Er faßt aber, ohne sich darüber exakt zu äußern, augenscheinlich die Gruppen der *Imperforata* und *Perforata*, neben die er offenbar noch eine Gruppe der *Arenacea* stellen will, viel enger, als sie jemals vor ihm gefaßt worden sind. Er scheint seine *Imperforata* mit den Milioliniden und *Cornuspira* synonym zu setzen, und findet darum, daß seine *Imperforata* sich nicht bloß durch den Porenmangel, der ja, wie er zugibt, in der Perforation der Embryonalkammer von *Peneroplis* usw. eine Ausnahme erleidet, sondern auch durch die porzellanartige Schalenstruktur[1]), die von der glasartigen seiner *Perforata* absticht, und ferner durch die von ihm als »Flexostylie« bezeichnete Erscheinung von allen übrigen Formen unterscheiden. Unter Flexostylie versteht man nach Kemna das Herumbiegen des röhrenförmigen Halses der Embryonalkammer um ihren kugligen Fundusteil herum, bevor dieser Embryonalkammerhals an seinem Mündungsende zum Ausgangspunkt der postembryonalen Kammern wird. Ein weit verbreites Merkmal für die Milioliniden, auf dessen Bedeutung schon vielmals von anderen Forschern hingewiesen worden war, aber weder für die Milioliniden noch für irgend eine andere scharf umschließbare Gruppe von Imperforatenformen ein Merkmal ohne Ausnahme. Nach J. J. Listers neuesten Untersuchungen (**03** p. 95) unterliegt es nämlich keinem Zweifel, daß die Embryonalkammern der mikrosphärischen Generation, der dem Formenkreis der Milioliniden aufs engste zugehörigen *Peneroplis, Orbiculina* und *Orbitolites* nicht flexostyl sind, sondern einen besonderen röhrenförmigen Ausgangskanal aus der Embryonalkammer überhaupt nicht besitzen. Man darf wohl sagen: »alle flexostyle Formen sind Milioliniden, nicht aber darf man sagen: alle Milioliniden sind flexostyl«, wie dies Kemna tun zu dürfen geglaubt hat, und noch weniger wird man eine Gruppe von Formen zusammenbringen, die mit gesetzmäßigen Flexostylie gleichzeitig gesetzmäßigen Mangel von Perforation verbinden, wie Kemna für die Neubildung seiner *Imperforata* verlangt.

Wir kommen demnach zu dem Schlusse:

Eine Familie der *Perforata* und *Imperforata* kann selbst unter weitgehenden Zugeständnissen von Ausnahmen nicht aufrecht erhalten werden; eine Scheidung von *Perforata* und *Imperforata* würde eng zusammengehörende Formen auseinanderreißen.

Kann die Scheidung der Monothalamia von den Polythalamia für ein natürliches System verwertet werden?

Auch die Unterscheidung von Monothalamien und Polythalamien kann nicht schroff durchgeführt werden, wenn sie auch von den seither in Gebrauch gewesenen groben Unter-

[1]) Die sandschaligen Vertreter der Milioliniden, die Kemna nirgends erwähnt, sollen wohl als Parallelformen zu den *Arenacea* versetzt werden?!

scheidungsmitteln das natürlichste und brauchbarste gewesen ist. Viele monothalame Formen zeigen an ihrer Gehäusewand periodische Einschnürungen, die bald tief, bald flach sind, das Gehäuse bald als monothalam, bald als polythalam erscheinen lassen. Als Beispiele mögen gelten *Rhabdammina discreta* Brady, *Hyperammina subnodosa* Brady, *Bathysiphon filiformis* M. Sars, *Trochammina proteus* Karrer.

Die monothalamen Spirillinen stehen in nächster Beziehung zu den polythalamen Patellinen, sie haben sich aus ihnen zwar nicht, wie es nach den bald folgenden Erörterungen sonst als Regel gelten muß, durch einfache Segmentierung, sondern dadurch entwickelt, daß die Spirillinaröhre hohle seitliche erst stachelähnliche, dann taschenförmige Anhänge hervortrieb, welche zu den Patellinakammern geworden sind (cf. Taf. VII Fig. 11, 13, 14). Spirillinen und Patellina dürfen meiner Überzeugung nach nicht voneinander getrennt werden, und das würde durch die Aufstellung von Monothalamien und Polythalamien geschehen. Schließlich sind in dieser Beziehung auch die Lageninen nicht zu vergessen, die der Hauptsache nach erst sekundär monothalam geworden sind, und deshalb notwendig zu den Polythalamen gestellt werden müßten, wenn sie nicht aus ihrer Verwandtschaft herausgerissen werden sollen. Man könnte die Spirillinen und Lageninen, die beide perforat sind, dadurch von einer monothalamen Unterabteilung ausschließen, daß man die imperforaten Monothalamien, Saccamminiden, Rhabdamminiden und Ammodisculiniden etwa als Archimonothalamia zusammenfaßt. Die Bezeichnung würde darauf aufmerksam machen, daß auch noch andere Monothalamien in den sonst polythalamen Familien versteckt vorkommen. Da sich aber die anderen Familien nicht recht zu einem Gegensatz zusammenfassen lassen, so ist auch mit der Bezeichnung Archimonothalamia nicht allzuviel gewonnen, und ich gebrauche sie deshalb bei Aufstellung des Systems nicht.

Wie man aus meiner späteren Aufstellung ersehen wird und wie aus dem vorigen Absatz schon hindurchblickt, halte auch ich die monothalamen Formen für den Ausgangspunkt der polythalamen. Aber diese Umwandlung der einkammerigen in mehrkammerige Genera liegt bereits in den sandschaligen Stammgruppen, und man darf sich den Übergang nicht einfach so vorstellen, daß monothalame Kalkschaler etwa durch Catenation, d. h. durch Knospenbildung, polythalam geworden wären. Wer sich, um eine solche Anschauung zu stützen, auf den Sprossungsvorgang der Süßwassertestaceen berufen wollte, würde dabei vergessen, daß bei dieser Formengruppe die neuerzeugten Schalen gerade die umgekehrte Lage inne haben, wie die Kammern der Foraminiferen, sie kehren ja Mündung gegen Mündung.

Das Wachstum der Foraminiferenschale wurde ein periodisches; es entstanden zuerst wenig unterschiedene Wachstumsegmente, wie sie heute noch gelegentlich zur Beobachtung kommen (Taf. VIII Fig. 1 bei *E* die Einschnürungen) wie sie auch bei einzelnen primitiven Spezies — so bei den bereits oben genannten *Rhabdammina discreta* usw. — heute noch Artcharaktere abgeben. Aus diesen mehr oder weniger unregelmäßigen Wachstumssegmenten entwickelten sich dann deutlich abgesetzte Kammern durch Aufblähung der einzelnen Wachstumssegmente. Die Aufblähung ergibt sich aus der kugligen Abrundung der beim periodischen Kammerbau aus der Schalenmündung hervortretenden Sarkodemasse von selbst als Resultat der Oberflächenspannung der Sarkode.

Von paläozoischen Formen, die noch auf dem Stadium unvollkommener Segmentierung stehen, mag hier in erster Linie das Genus *Nodosinella* genannt werden, das sogar noch bis zum Rhaet der mesozoischen Periode hin einzelne unvollkommen segmentierte Vertreter aufzuweisen hat, wie *Nodosinella wedmoriensis* Chapm.[1]), sie führen Formen vor, die von einer gerade gestreckten zylindrischen ungekammerten Röhre zu geradem, perlschnurartigen, gekammerten Wachstum überleiten; weiterhin sei von bereits spiral aufgewundenen Röhren *Trochammina roemeri* Steinm.[2]) aus dem deutschen Kohlenkalk genannt, welche zeigt, daß die Kammerung in manchen Fällen auch erst bei Spiralformen auftreten kann. Hierdurch ist die Möglichkeit der Kammerung auch für alle übrigen höheren Schalentypen gegeben, die sich entweder von gerade gestreckten oder spiralgewundenen Kammerreihen herleiten lassen[3]).

Kann das biogenetische Grundgesetz bei Aufstellung des natürlichen Systems verwertet werden? (Phylogenetisch abfallende Schalenontogenie der Foraminiferen.)

Bei den Metazoen hat bekanntlich das biogenetische Grundgesetz weitführende Wegweiser für das natürliche System geliefert. Wie steht es hiermit bei den Foraminiferen?

Da die Anfangskammern den Jugenzustand der Foraminiferen erkennen lassen, so ist in diesen Kammern ein trefflicher Anhaltspunkt für ihre Ontogenie und auch für ihre systematische Stellung gegeben, vorausgesetzt, daß sich die Erstlingskammern in ihrem Aufbau von den späteren unterscheiden. Ein solcher Unterschied zwischen früheren und späteren Kammern besteht nun tatsächlich fast allgemein. Am deutlichsten tritt er bei denjenigen Genera hervor, die man lange Zeit hindurch als dimorph bezeichnet hat; weil sie ihr Primordialende anders aufwinden als ihr Wachstumsende.

In neuerer Zeit hat man aber den Ausdruck »Dimorphismus« für die Erscheinung einer doppelten Fortpflanzungsweise bei den Foraminiferen verwendet, auf die ich bald zu sprechen kommen werde. Um Verwechslungen vorzubeugen, wähle ich daher für Schalen von (mit dem Alter) einmal wechselndem Bau die Bezeichnung »biform«, für solche, die ihren Bau zweimal ändern — denn auch solche gibt es — die Bezeichnung »triform«.

Es gehört keine große Kenntnis unserer Gruppe dazu, um auf den ersten Anblick der biformen Gruppen zu erkennen, daß die Anfangswindungen derselben einen höheren, d. h. festeren, Bauplan verfolgen als die Endwindungen. Eine spiral aufgewickelte Foraminiferenschale hat immer für eine höher entwickelte gegolten als eine geradegestreckte, nodosaroïde;

[1]) Cf. Chapman, Fr. **95** p. 320 t. 11f. 21—24.

[2]) Cf. Steinmann **80** p. 396 t. 19f. 2.

[3]) Die Kammerung scheint vorzugsweise bereits auf dem sandigen Stadium aufgetreten zu sein; bei kalkigen Vertretern ist unvollkommene Segmentierung, die als Einleitung zur Kammerung angesehen werden kann, weit seltener, sie kommt aber andeutungsweise bei dem Genus *Tubinella* vor. Ob die kammerartige Auftreibung, die sich gelegentlich am Wachstumsende von *Cornuspira foliacea*, Phil. findet (cf. Brady **84** t. 11f. 7), gleichfalls hierhergerechnet werden darf, scheint mir zweifelhaft, da diese kammerartigen Erweiterungen des Schalenendes an sich wieder einzelne quergestellte Wachstumsstreifen erkennen lassen, so daß die Erweiterungen nicht mit einem Male zur Anlage gekommen zu sein scheinen, wie es von einer echten Kammer verlangt werden muß, sie müssen wohl als sukzessive hergestellte Raumvergrößerungen für die Brutbildung aufgefaßt werden.

und wir sehen bei denjenigen biformen Schalen, die man als bischofsstabförmige bezeichnet hat, den Anfang spiral aufgerollt, das Ende aber gerade gestreckt, nodosaroid. Die biformen Arten verhalten sich, kurz gesagt, gerade umgekehrt, als man nach dem biogenetischen Grundgesetz erwarten sollte. Die phylogenetisch höhere Entwicklungsstufe wird durch die jugendlichen Stadien vertreten, die Ahnenstufen treten an den erst später gebildeten Kammern auf. Man könnte glauben, daß es sich hier bloß um eine gelegentliche Degeneration der älteren Kammern handelt, da es aber zahlreiche stets biforme Arten gibt, müßte in solchen Fällen diese Degeneration zum mindesten einen gesetzmäßigen Platz in der Ontogenie gewonnen haben. Wenn man die Paläontologie zu Rate zieht, so scheint sie in mehreren Fällen die Vermutung einer Rückbildung zu bestätigen, denn es treten gelegentlich in jüngeren Perioden biforme Arten auf, deren höherer Entwicklungstypus in uniformer Gestalt bereits schon vor ihnen in den ältesten Perioden vorhanden war.

So leitet z. B. Spandel (**01** p. 8) das einreihige seither nur im Permocarbon gefundene Genus *Monogenerina* Spandel vom bereits im Carbon vorkommenden biformen am Primordialende zweireihigen, am Wachstumsende einreihigen Genus *Bigenerina* ab[1]). Diese biformen Arten sind aber nicht beweisend, denn es können Neulinge sein, die eben erst im Begriffe stehen, sich zu demselben höheren Entwicklungstypus umzuwandeln, der zwar von früheren, verwandten Formen schon lange erreicht worden ist, für sie selbst aber eine neue Errungenschaft ist. So gut die Foraminiferen von ihrer Ursprungsstelle in jüngeren Perioden neuen Zuschuß erfahren haben, ebensogut haben sich in jüngeren Perioden niedere Formentypen zu höheren entwickeln können.

Für die vorschreitende Entwicklungstendenz biformer Schalen lassen sich folgende Tatsachen geltend machen.

Erstens: Die oben schon genannte Umwandlung der im Trias vorkommenden nodosariaähnlichen *Nodobacularia tibia* in die erst im Lias auftretenden biformen, am Primordialende spiralen, am Wachstumsende nodosaroiden Ophthalmidien läßt keinen Zweifel aufkommen, daß beim Übergang von *Nodobacularia* zu *Spiroloculina* zuerst nur das Primordialende aufgewunden wurde, daß die biformen Arten also in Vorwärtsentwicklung, nicht in Rückbildung begriffen sind. Hierher ist auch die oben schon (cf. p. 19) von einer anderen Seite aus betrachtete *Bigenerina robusta* Brady, welche zweireihig am Primordial-, einreihig am Wachstumsende, nach Fornasini (**95**) den Übergang zwischen einer einreihigen *Nodosinella* und einer zweireihigen *Textularia* darstellt[2]).

Zweitens: Es gibt biforme Foraminiferen, die an ihrem Primordialende eine Ausgestaltung besitzen, welche in uniformer Durchführung sonst überhaupt nicht wieder angetroffen wird,

[1]) Da aber Chapman und Howchin (**05** p. 13) kalkschalige feinperforierte Struktur für *Monogenerina* angeben, während *Bigenerina* sandschalig ist, muß eine direkte Ableitung fraglich erscheinen, oder das Verhalten erklärt sich daraus, daß die Kalkschaligkeit die Festigkeit zweireihiger Anordnung ersetzte.

[2]) Im Carbon gibt es Bigenerinen (*Big. elegans* Möll., *Big. pyriformis* Möll., *Big. geyeri* Schellw.), die nur vier Textularienkammern besitzen, die also offenbar eben erst den Weg der Textularienanordnung beschreiten (cf. Spandel, **01** p. 8).

während ihr Wachstumsende sich leicht an die Gestaltungsform benachbarter Arten anschließen läßt. So stellt *Ehrenbergina* (Taf. XVIII Fig. 5) eine zweireihige *Textularia* dar, die von der Breitseite aus am Primordialende spiral eingerollt ist. Es gibt aber gar keine Form, die diese Art der Aufrollung ganz durchgeführt hätte; dabei zeigt das in gewöhnlicher Textularienweise fast geradegestreckte zweireihige Wachstumsende, daß es sich hier sicher um eine Textulinide handelt. Diese muß also an ihrem Primordialende einen für die Textuliniden neuen Weg der Festigung beschritten haben. Dieser Weg ist noch von keiner Form auch für die Ausgestaltung des Wachstumsendes weiter benutzt worden. Ein weiteres Beispiel ist in *Psammonyx* gegeben. Sie stellt eine geradegestreckte, an Rhabdamminiden eng anschließende Sandröhre dar, deren Schalenwand aus zwei Schichten besteht, von denen die innere aus Schwammnadeln zusammengesetzt ist, wie dies auch sonst bei Rhabdamminiden vorkommt (z. B. bei einigen *Marsipella*-Arten beim Genus *Bathysiphon* usw.); diese zweischichtige *Psammonyx*-Schale zeigt nun an ihrem Primordialende eine mehr oder weniger primitive, aber in einzelnen Exemplaren bis zu anderthalb Umgängen ausgedehnte spiralige Einrollung. Zweischichtige Schalen, die in ihrer ganzen Länge spiralig aufgerollt wären, gibt es aber bis auf den heutigen Tag noch nicht. *Psammonyx*, die mit ihrem zweischichtigen Gefüge von auch sonst ähnlichen geradegestreckten Rhabdamminiden herzukommen scheint, hat mit ihrem Primordialende offenbar eine für ihre Verwandtenreihe neue Entwicklungsbahn beschritten (Taf. III).

Drittens: Es gibt unter den Foraminiferen keinen komplizierteren Aufwindungs- oder Anordnungsmodus der Kammern, der nicht durch biforme Arten mit einer weniger komplizierten Reihe in Zusammenhang gebracht werden könnte. Eine Berechtigung, die vermittelnden Glieder als Übergangs- und nicht als Rückbildungsglieder anzusehen, wird man im allgemeinen a priori schon daraus herleiten können, daß es wahrscheinlicher ist, ein höherer Aufwindungsmodus habe sich erst allmählich, durch Zwischenstufen aus einem niederen entwickelt, als er sei ohne jeden Übergang aus dem niederen urplötzlich hervorgetreten.

Es gibt aber keine Formen, welche zwei Aufwindungsweisen in sich vereinigen und welche somit Übergänge darstellen, die nicht den höheren Aufwindungsmodus am Primordialende, den niederen am Wachstumsende trügen.

Viertens: Die höchstentwickelten Foraminiferen, die ganze Familie der Rotaliariden nämlich, aber auch die höchststehenden Spitzen andrer Familien, der Milioliniden z. B., bringen keine biformen Arten mehr zur Ausbildung, während solche um so häufiger werden, je niedriger die Familien oder Familienzweige ihrer ganzen Organisation (der Festigkeitskonstruktion, der Perforation des eventuell vorhandenen Kanalsystems usw.) nach stehen. Das zeigt sich selbst bei nahverwandten Genera; so besitzt das rauhsandige Genus *Haplophragmium* noch zahlreiche biforme, bischofsstabförmige Vertreter (Taf. XXIV Fig. 3—7), während das nächstverwandte glattwandige Genus *Trochammina* nur uniform spirale Formen aufzuweisen hat. Rauhsandigkeit ist aber ein phyletisch tieferstehender Zustand als Glattsandigkeit. Auch dies spricht für die Auffassung der Biformen als Übergangsformen; als Vermittler zwischen dem Wenigervollkommenen zu dem Vollkommeneren.

Man ist hiernach zu dem Schlusse geradezu gezwungen, daß die Weiterbildung der Schalenkonstruktion bei den Foraminiferen, im geraden Gegensatz zu dem biogenetischen Grundgesetz, in dem frühsten Jugendstadium anhebt und sich erst von diesem aus auf die späteren Altersstadien ausbreitet. Diese Ausbreitung muß allerdings, geologisch gesprochen, in der Regel sehr rasch verlaufen sein, denn meistens kommen in derselben Periode, in der sich die ersten biformen Arten zu einem höheren Typus aufheben, auch die Formen des höheren Typus bereits in uniformer Gestalt vor, so *Bigenerina* mit *Textularia* gleichzeitig im Carbon; *Gaudryina*, welche, am Primordialende dreireihig, am Wachstumsende einreihig, den Übergang zwischen zwei- und dreireihigen sandschaligen Formen vermittelt, tritt mit der uniform dreireihigen *Verneuilina* gemeinsam in der Kreide auf. *Clavulina*, die biforme Zwischengruppe zwischen Nodosinelliden und *Valvulina*, tritt mit letzterer gemeinsam wieder als Neuling im Tertiär auf; nachdem sie, jedenfalls schon im Carbon vorkommend, in den zwischen Carbon und Tertiär liegenden Schichten erloschen gewesen zu sein scheint, in diesen Schichten wenigstens nicht bekannt ist.

Auch die Schalendekorationen treten zuerst am Primordialende der Schalen auf und verbreiten sich von hier aus erst im Laufe der weiteren Entwicklung über die späteren Schalenteile. Bei vielen Formen bleiben die Dekorationen ganz auf das Primordialende der Schalen beschränkt. Also auch hier erscheint die höhere, weiter gefestigte Ausbildung zuerst am Primordialende. Viele in dieser Weise dekorierte Formen werden sich zwar vielleicht einfach dadurch erklären lassen, daß die Dekoration eine sekundäre Ablagerung von Schalensubstanz bedeutet, die zu ihrer Entstehung Zeit gebraucht und die deshalb sich an dem länger existierenden Primordialende voller entfalten kann, als an den späteren erst kürzere Zeit vorhandenen Kammern (Taf. XVI Fig. 23, 24; Taf. XVII Fig. 4). In manchen Fällen trifft man aber schon so jugendliche, d. h. wenigkammerige, ornamentierte Schalen, daß diese Erklärung zum mindesten nicht für alle Formen gelten kann. Für sie bleibt nur die allmähliche Ausbreitung der Dekoration in der Richtung Primordialende, Wachstumsende [vgl. z. B. die bereits gekielte jugendliche *Cristellaria* (Taf. XXIII Fig. 2) oder Brady, Challenger-Rep., v. 9 t. 69 f. 5].

Wir haben aber noch weitere Belege dafür, daß bei den Foraminiferen die phylogenetisch höchste Stufe in jungen Stadien gefunden wird, während die älteren Schalenteile auf Ahnenformen zurücksinken.

Die Perforation der Embryonalkammer von *Peneroplis*, sowie diejenige der Megalosphären von *Orbiculina* und *Orbitolites marginalis* (cf. p. 29) setzt diese zuerst erzeugten Schalenteile in Gegensatz zu den später abgeschiedenen Schalenwänden, die zwar zuweilen Grübchen, aber keine durchgehenden Poren aufweisen. Es handelt sich um einen Neuerwerb, der noch ganz auf die Embryonalkammer beschränkt ist, der aber bei weiterer Ausdehnung auf die übrigen Kammern zur Entstehung einer ganz neuen Perforatenreihe führen könnte. Die auf den Kohlenkalk beschränkte Stammgruppe der Rotalinen, die Endothyren, besitzen z. T. an ihren Endkammern eine siebförmige Mündungsplatte, während ihre älteren Kammern sich durch eine einfache, schlitzförmige Mündung auszeichnen; siebförmige Mündungen sind bei den Formen des Kohlenkalkes weit verbreitet, in späteren Perioden werden sie nur ganz vereinzelt angetroffen,

fast überall sind siebförmige Mündungen in schlitzförmige übergegangen, welche sich zuerst an den frühsten Kammern zeigten[1]).

Auf Grund der angeführten Tatsachen sehe ich mich zu der Behauptung berechtigt, daß die biformen Arten in der Regel keine degenerierten, sondern in der Vorwärtsentwicklung begriffene Arten sind. Gelegentlich mag ja, was ich nicht bestreiten will, Rückbildung an ihrer Entstehung schuld sein. Hierdurch gewinnen wir dann für das natürliche System einen weiteren wichtigen Gesichtspunkt, die Endkammern, nicht die Anfangskammern der biformen Arten geben uns Aufschluß über ihren Ursprung; die Kammern des zuerst angelegten Primordialendes weisen uns dagegen die Richtung, in welcher sich die Weiterbildung der Schalen fortbewegen wird.

Zum Schlusse muß hier die interessante Tatsache Erwähnung finden, daß die dimorphen, d. h. die sich auf zweierlei Weise fortpflanzenden Milioliden in ihrer mikrosphärischen Generation fast durchweg biforme oder triforme Schalen erzeugen, während die megalosphärische Generation den niederen uniformen Typus zur Ausbildung bringt, welchen die mikrosphärische Generation nur am Wachstumsende trägt. Auf die eventuelle Bedeutung dieser Tatsache werde ich später zurückkommen.

Das Unbekanntsein mit der phylogenetisch abfallenden Schalenontogenie der Foraminiferen und die Anwendung des biogenetischen Grundgesetzes in der für die Metazoen gültigen Form hat verschiedentlich zu offenbar falscher Aufstellung von Stammbaumreihen geführt. Am bekanntesten ist die von Carpenter auf Grund des biogenetischen Grundgesetzes gegebene Ableitung der Orbitoliten, die, wie ich bereits andernorts gezeigt habe, mit der paläontologischen Aufeinanderfolge der von Carpenter aneinandergeschlossenen Formen in Widerspruch steht (Rhumbler **94**).

Durch die gleiche Verkennung der Sachlage ist dann Guppy (**94** p. 648—649) zu einem unrichtigen Stammbaum für das Genus *Nodosaria* geführt worden. Aus einer lagena[2])-artigen Primordialform soll zuerst eine *Polymorphina*[3]), dann *Uvigerina*[4]), dann *Sagrina*[5]) und dann erst *Nodosaria*[6]) entstanden sein. *Uvigerina* und *Sagrina*, welche nach Guppy die Vorstufen von *Nodosaria* darstellen sollen, sind ganz späte Formen, die erst im Eozän *(Uvigerina)* und im Miozän *(Sagrina)* auftreten, also erst im Tertiär zur Entwicklung kamen, während *Nodosaria* zu den allerfrühesten Formen gehört, die wir paläontologisch erhalten finden, sie gehört bekanntlich schon dem unteren Silur an, ist also paläozoisch zuerst erschienen. Wenn Guppy dann weiterhin auch für die Buliminen und Textularien eine Abstammung von *Polymorphina* für wahrscheinlich hält, so wird man diese Vermutung gleichfalls als einen, durch das Verkennen der abfallenden Schalenentwicklung der Foraminiferen verursachten, Irrtum *ad acta* weisen können. Textularien kommen schon im Carbon, also paläozoisch, vor und können deshalb sich nicht aus der im oberen Trias

[1]) Die Endothyren sind Übergangsformen, wo man sie nur ansieht, ihre wechselnde Schalenstruktur, das Verhalten ihrer Mündung, und schließlich eine noch häufig bei ihnen auftretende biforme Gestalt (ihr Anfangsteil ist oft spiralig eingewunden, ihr Schalenende gerade gestreckt) charakterisieren sie als Übergangsform von einer gerade gestreckten, sandschaligen, siebmündigen Ausgangsform, etwa wie *Nodosinella cylindrica* (?) zu einer kalkschaligen spiraligen Form mit schlitzförmiger Mündung.

[2]) Lagenen sind abgebildet (Taf. XXI Fig. 7—31 und Taf. XXII).

[3]) Polymorphinen cf. Taf. XXIII Fig. 18—22.

[4]) Uvigerinen cf. Taf. XXIII Fig. 23—30.

[5]) *Sagrina* = biform, anfänglich wie *Uvigerina*, dann wie *Nodosaria*.

[6]) Nodosarien cf. Taf. XX Fig. 3—18 usw.



zuerst auftretenden, also mesozoischen *Polymorphina* entwickelt haben. Auch bei der übertriebensten Nichtachtung paläontologischer Beweisgründe muß die Tatsache, daß die organische Stammesentwicklung fast ausnahmslos ihren Verlauf vom Wenigerdifferenzierten zum Höherdifferenzierten nimmt, davon abhalten, ähnliche Stammbäume für wahrscheinlich zu halten.

Schubert (**02**), der offenbar meinen Entwurf des Foraminiferensystems von 1895 nicht kannte, stellt gleichfalls unter direkter Anwendung des biogenetischen Grundgesetzes Stammreihen auf, denen keine größere Wahrscheinlichkeit zuerkannt werden kann. Wenn man ihm auch darin vielleicht zustimmen kann, daß »der Name *Textularia* (im heutigen Sinne) keine einheitliche Gattung bedeutet, sondern eine rein morphologische Bezeichnung für äußerlich gleichartige Stadien mehrerer Entwicklungsrichtungen ist«, so wird man doch davor zurückscheuen, wenn er der Ausbildung der ersten Kammern zuliebe, die er als »Ahnenrest« bezeichnet, weil sie dem biogenetischen Grundgesetz entsprechend frühere Ahnenstufen vorführen sollen, *Spiroplecta*[1]) (*Pseudotextularia* Rzehak) *amerikana* mit pelagisch lebenden Formen wie Globigerinen in Verwandtschaftsbeziehungen setzt, und *Spiroplecta* dann zu *Textularia*[2]) werden läßt; wenn ein anderer Zweig der Spiroplecten sich zu Lingulinen[3]) entwickelt haben soll und auch *Frondicularia*[4]) mit Spiroplecten in phylogenetischer Beziehung gebracht wird. Ganz abgesehen davon, daß auch hier wieder, wie bei Guppy, paläontologische Dissonanzen mit dem geologischen Alter der aneinandergereihten Genera[5]) entständen, würde die von Schubert vermutete Aufeinanderfolge der Genera diese Genera in unverkennbarer Weise, von einem festeren zu einem weniger festen Bauplan führen, also zu einer Entwicklungsrichtung, die von größter Leistungsfähigkeit ohne jeden besonderen von Schubert etwa genannten Grund für dieses Rückwärtsschreiten zu einer immer geringeren Leistungsfähigheit der Schale als Schutzorgan herabsinken würde. Denn *Lingulina* und *Frondicularia* sind als einreihige Formen unbestreitbar weniger fest konstruiert als die am Primordialende spiralgewundene, dann zweireihige *Spiroplecta*. Es müßten gewichtigere Gründe, ausführlichere mit guten Abbildungen belegte Studien vorliegen, wenn man an solche, von dem allgemeinen Gesetz der Entwicklung vom weniger Leistungsfähigen zum besser Leistungsfähigen abweichende Entwicklungsreihen glauben sollte.

Es zeigen die Anschauungen Guppys und Schuberts in sehr lehrreicher Weise nur, daß man zu unwahrscheinlichen oder unmöglichen Stammreihen gelangt, wenn man das biogenetische Grundgesetz in seiner sonst geltenden Form auch für den Konstruktionsplan der Foraminiferen in Geltung setzt; man gelangt dann allwärts zu Widersprüchen mit den fossilen Befunden[5]).

Gilt die phylogenetisch abfallende Schalenontogenie für alle Eigentümlichkeiten der Schale und wie ist sie zu erklären?

Wie ich anderenorts (Rhumbler **97**) ausführlicher darzulegen versucht habe, handelt es sich bei der phylogenetisch abfallenden Schalenontogenie der Foraminiferen um ein Vorauseilen in der Organisationshöhe der primordialen Schalenteile betreffs derjenigen Eigentümlichkeiten, die die Festigkeit der Schale zu erhöhen vermögen, nicht aber aller Eigentümlichkeiten überhaupt.

Der jugendliche Weichkörper, der die primordialen Schalenteile zur Abscheidung bringt, kann wegen seiner geringen Masse und seiner relativ großen, des Schalenschutzes bedürftigen Oberfläche nicht so viel Wandsubstanz erzeugen, um sich durch bloße Verdickung der Schalenwand die ihm notwendige Festigkeit zu erwerben. Bei der Ausbildung der späteren Kammern

[1]) *Spiroplecta* cf. Taf. XV Fig. 12, 13.

[2]) *Textularia* cf. Taf. XIV Fig. 18—21, Taf. XV Fig. 4—11.

[3]) *Lingulina* cf. Taf. XX Fig. 29.

[4]) *Frondicularia* cf. Taf. XXI Fig. 1—2, bei welchen aber die Primordialenden fehlten.

[5]) *Textularia* seit Carbon; *Frondicularia* seit Trias; *Lingulina* seit Lias; *Spiroplecta* erst in der Kreide, also direkt umgekehrt, als man nach Schuberts Reihen annehmen sollte, und zugleich ein Zeugnis dafür, daß die Abstammungsfolge nur in einem der Schubertschen umgekehrten Sinne Wahrscheinlichkeit beanspruchen könnte.

liegen die Verhältnisse für den Weichkörper viel günstiger, weil dann eine viel größere Weichkörpermasse eine relativ viel geringere Oberfläche mit Schalensubstanz zu umkleiden hat[1]).

Das Primordialende mußte daher — da der Dicke seiner Schalenwände eine enge Grenze gesetzt war — auf andere Art seine Widerstandskraft zu erhöhen suchen. Das geschah auf verschiedenerlei Weisen, von denen uns zwei schon bekannt sind, nämlich erstens durch Verwendung eines festeren Aufwindungsmodus, d. h. in unserem Sinne einer systematisch höherstehenden Anordnungsweise der Schalenwände am Primordialteil; zweitens durch die Anwendung von Schalendekorationen, die gleichfalls am Primordialende zuerst erscheinen und in vielen Fällen ganz auf dasselbe beschränkt bleiben (cf. p. 21). Daß lokale Verdickungen der Schalenwand, wie sie in den Schalendekorationen der verschiedensten Art vorliegen, die Widerstandskraft der Wand erhöhen müssen, liegt auf der Hand, da es ja zum mindesten an den verdickten Stellen schwerer sein muß, die Wand zu durchbrechen als an den Stellen, wo sich keine Verdickungen finden, weil für sie nicht genügend Wandsubstanz zu beschaffen war. Ein Metallschild mit aufgesetzten Beulen, Rippen oder Buckeln ist gegen Bruch besser geschützt als das gleiche Schild ohne Beulen und Buckeln.

Drittens ist hier hinzuzufügen, daß bei vielen Nodosarien das primordiale Schalenende dadurch eine festere Baukonstruktion und somit wiederum eine systematisch höherstehende Ausbildungsweise erhält, daß sich die Kammern hier viel enger aneinanderschieben als am späteren Wachstumsende[2]).

Viertens kann hierher auch die stärkere Verkalkung gerechnet werden, die man bei einzelnen Exemplaren von Spirillinen und Miliolinen am Primordialende gelegentlich durch Anwendung des Polarisationsapparates konstatieren kann. Es zeigt in solchen Fällen das Primordialende der Schale bei gekreuzten Nicols ein erheblich stärkeres Lichtbrechungsvermögen als das Wachstumsende (cf. Taf. V Fig. 3, 8, 9 und Taf. XIX Fig. 4, 13). Die hierbei natürlich nicht verdickte Schalenwand des Embryonalteils durchsetzt ihre dünnen Wände mit dichteren Kalkabscheidungen, um den Grad der Festigkeit zu erlangen, die den Wandteilen der späteren Schalenteile durch die Herstellungsmöglichkeit einer größeren Wanddicke von selber zufällt.

Es tritt in all diesen genannten Beziehungen, in welchen das Primordialende dem Wachstumsende phylogenetisch voraneilt und in welchen es hierdurch eine phylogenetisch abfallende Schalenontogenie einleitet, immer deutlich die Festigkeitsforderung des Primordialendes als Movens hervor.

[1]) Bei gleicher Kammergestalt wachsen die Inhalte der sukzedierenden Kammern mit den dritten Potenzen, die Oberflächen aber nur mit den zweiten Potenzen der Kammerradien; wenn beispielsweise der Radius der Endkammer einer *Nodosaria* 5 mal größer ist als derjenige ihrer Embryonalkammer, so besitzt diese Endkammer zwar eine 25 mal größere Oberfläche als die Embryonalkammer, ihr Sarkodeinhalt ist aber 125 mal so groß, der Weichkörper kann also vermutlich in der Endkammer auch ca. 125 mal mehr Schalensubstanz erzeugen als in der Embryonalkammer, ganz abgesehen davon, daß sich voraussichtlich bei jeder neuen Kammerbildung auch der in allen voraufgegangenen Kammern befindliche Sarkodeleib an der Produktion von Schalensubstanz beteiligen kann (cf. Rhumbler **97** p. 176; auch Van Iterson **07** p. 318).

[2]) Über diese Verhältnisse wird später bei Besprechung des nodosaroiden Schalentypus noch näher Auskunft zu geben sein; das Material der Plankton-Expedition enthält wenig Beispiele dieser Art, die sonst nicht selten sind; doch kann man in den Figuren 3, 6, 9 und 34 auf Tafel XX derartige Verhältnisse immerhin erkennen.

Um die vorwiegende Wirkung der Festigkeitsauslese auf das Primordialende richtig zu würdigen, ist außer der erörterten Unfähigkeit des Primordialendes, beliebig dicke Wände zu erzeugen, noch weiter in Rechnung zu ziehen, daß der geringere Durchmesser der Erstlingskammern bei sonst gleicher Ausbildung eine geringere Widerstandskraft des Embryonalendes mit sich bringt, als sie den späteren Kammern mit größerem Durchmesser zukommt. Und zwar wird diese Herabminderung eine ganz bedeutende sein. Es mag daran erinnert werden, daß sich beispielsweise die Tragfähigkeiten zweier gleichlanger zylindrischer Balken wie die Kuben ihrer Durchmesser verhalten. Wenn auch dieses kubische Verhältnis nicht ohne weiteres auf die bei den Foraminiferen vorliegenden Verhältnisse auszudehnen sein wird, so wird man doch mit größter Bestimmtheit sagen dürfen, daß — vorausgesetzt, daß die Wanddicke nicht unter eine bestimmte Grenze herabsinkt — die Widerstandskraft der Kammern mit dem Durchmesser derselben außerordentlich rasch zunimmt; und daß deshalb die jugendlichen kleineren Kammern den späteren größeren Kammern gegenüber außerordentlich im Nachteil sein müssen. Zu alledem tritt als ein das Festigkeitsbedürfnis des Primordialendes noch weiter steigerndes Moment die Tatsache hinzu, daß, wie neuere Untersuchungen gezeigt haben, wichtige Kern- oder Chromidialsubstanzen gerade im Primordialteil der Schale ihre Lagerung haben. Mit Winter (**07** p. 94) kann man den hinteren Abschnitt des Plasmas, also denjenigen, der in dem Anfangsteil der Schale gelegen ist, in vielen Fällen ohne Umschweif direkt als den »reproduktiven Abschnitt« des Plasmas bezeichnen. Er enthält bei mikrosphärischen Schalen die Chromidialmasse, aus welchen sich zur Fortpflanzungszeit die Schwärmer entwickeln sollen, sein Schutz ist darum dem Bestande der Art vor allem vonnöten (vgl. hierzu auch die Lagerung der Kernmasse im Primordialteil der Schalen Fig. 9, 11, 12, 13 auf Taf. IV, ferner Fig. 11, 13, 14 auf Taf. VII; Fig. 1, 2 Taf. X).

In gutem Einklang mit unseren Erwägungen findet keine phylogenetisch abfallende Schalenontogenie in solchen Beziehungen statt, die in einem dem biogenetischen Grundgesetz folgenden Ablauf von vornherein dem Festigungsbedürfnis genügen, wie sich das am besten wohl an den Perforationsunterschieden, die sich zwischen dem Primordialende und Wachstumsende bei manchen Schalen einstellen, nachweisen läßt.

Sehr viele Formen, deren später angelegte Kammern sehr deutlich perforiert sind, besitzen ein unperforiertes Primordialende (z. B. Taf. XVI Fig. 5—19, 23—24; Taf. XVII Fig. 3—5), oder die Perforierung des Primordialendes ist weit weniger dicht als die der späteren Kammern, indem auf dem Primordialende nur ganz vereinzelte Poren zerstreut liegen, wie dies z. B. bei den meisten Globigerinen der Fall ist (z. B. Taf. XXXI Fig. 7; Taf. XXXII Fig. 1—6 usw). Wir wissen aber, daß Porenlosigkeit einen ursprünglicheren Zustand darstellt als Porenbesitz; die Porenbildung vollzieht sich also getreu dem biogenetischen Grundgesetz[1]); die ersten Kammern besitzen eventuell gar keine Poren, die späteren bringen sie in größerer Zahl zur Entwicklung.

[1]) *Peneroplis* und einige *Orbitolites*-Makrosphären machen in dieser Beziehung allerdings eine schon früher genannte bemerkenswerte Ausnahme, als bei ihr gerade die Embryonalkammer perforiert, die übrigen Schalenteile aber porenlos sind. Es muß hier auf die Erklärung verwiesen werden, die ich früher für dieses Verhalten angegeben habe (Rhumbler **97** p. 184).

Man wird leicht erkennen, daß die mit dem biogenetischen Grundgesetz im Einklang stehende Rarifizierung der Poren am primordialen Schalenende der für diesen Schalenteil behaupteten Steigerung der Festigkeitsauslese von vornherein genügte. Die Poren müssen natürlich die Widerstandskraft der Schalenwand herabmindern, je weniger Poren, desto stärker bei sonst gleichen Verhältnissen die Widerstandskraft der Wand.

In ähnlicher Hinsicht ist das Taf. XX Fig. 1 abgebildete Exemplar von *Reophax nodulosa* interessant; es besitzt ein ungekammertes röhrenartiges Primordialende und ein perlschnurartig abgekammertes Wachstumsende. Da sich die Kammerung phylogenetisch aus einer ungekammerten Röhre entwickelt hat, entspricht dieser Schalenaufbau, den ich an mehreren Exemplaren beobachtet habe, dem biogenetischen Grundgesetz in richtiger Folge. Da der Röhrenaufbau fester ist als die (durch Einführung eines periodischen Wachstums entstandene) perlschnurartige Kammerung mit ihren Zerbrechungsgefahr bedingenden Einschnürungen, hat er sich am festigungsbedürftigeren Primordialende erhalten.

Die Festigkeitssteigerung spielt bei Ausbildung der Foraminiferenschale immer und immer wieder die erste Rolle, wenn die nach dem biogenetischen Grundgesetz überkommene Ausbildungsfolge der sukzedierenden Schalenteile dem Festigkeitsbedürfnis des Primordialendes nicht genügt, dann wird eine andere Ausbildungsfolge eingesetzt, genügt sie dagegen, wie in bezug auf die Perforation, dann wird sie beibehalten und wir müssen jetzt hinzufügen, dem biogenetischen Grundgesetz wird auch in allen solchen Schaleneigentümlichkeiten genügt, die keinen direkten Einfluß auf die Schalenfestigkeit ausüben. Hier lassen sich zurzeit vier Erscheinungsreihen anführen: Erstens: Das Wachstumsende weist bei einigen Formen gelegentlich Besonderheiten auf, die weit davon entfernt sind, auf eine frühere Ahnenform hinzuweisen. Die Entstehung der ganz anders, als die von ihr eingehüllten *Globigerina*-Kammern ausgestatteten *Orbulina*-Schale wurde früher schon erwähnt und sie soll später noch eingehender behandelt werden. Die Polymorphinen (cf. Taf. XXIII Fig. 18), die ihnen nahestehenden Ramulinen und einige unter den Cristellarinen treiben ihre Endkammern mächtig auf und besetzen die Auftreibungen mit mehr oder weniger langen weitmündigen Röhren, die in keiner Weise Anhaltspunkte für die Vorgeschichte dieser Formen abgeben. An das Wachstumsende ist hier eine neue fremdartige Bildung angeschoben; will man die phylogenetische Herkunft der Spezies ermitteln, so muß man — was absolut keinem Zweifel in den herangezogenen Fällen unterliegen kann — die früher angelegten Kammern, also die früheren Entwicklungsstadien zu Rate ziehen, d. h. nichts anderes, als daß hier dem biogenetischen Grundgesetz genügt wird.

Zweitens: *Globigerina triloba* Reuß, die in ihrer späteren Entwicklung kugelige Kammern mit großen halbkugligen Porentrichtern auf der Außenwand aufbaut (Taf. XXXII Fig. 9—18), besitzt ein *pulvinulina*-artiges Jugendstadium. Die Schale dieses Jugendstadiums ist nämlich dorsal abgeplattet, hat eckig verzogene Kammerquerschnitte und trägt überdies eine zottig rauhe Kalkoberfläche mit, fast wie einzelne Kalkstückchen oder Steinchen aussehenden, Kalkkonkrementen (Taf. XXXII Fig. 1—6 und Fig. 8). Ein derartiges Aussehen der Schalenwand trifft man sonst nur bei niederen Rotaliariden, sie erinnert sogar direkt noch an diejenigen

Trochamminiden, die ihre Schale mit Hilfe von außen importierter Kalkstückchen aufbauen (z. B. Taf. XXIV Fig. 15). Es kann auch hier kein Zweifel obwalten, daß dieses Jugendstadium an einen phylogenetisch früheren Zustand erinnert, und somit auch hier wieder das biogenetische Grundgesetz in normaler Weise zu Rechte besteht.

Drittens: Dem ebenangeführten Fall vergleichbar bauen manche pseudopolythalame *Hormosina* und *Reophax*-Arten ihr perlschnurförmig aneinandergereihten Gehäuse[1]) in frühster Jugend zuerst rauhsandig auf, diejenigen der späteren Wachstumsstufen aber glattwandig fast poliert. Auch *Saccammina sphaerica* M. Sars durchläuft zuerst ein rauhwandiges *Psammosphaera*-Stadium, ehe sie das glattwandigere *Saccammina*-Stadium erreicht[2]). Der rauhsandige, ganz kunstlose Aufbau erscheint dem glattwandigen gegenüber als der primitivere; die Ausbildungsfolge der genannten Schalen entspricht also dem biogenetischen Grundgesetz.

Viertens ist schließlich noch die ungemein weit verbreitete (wenn auch nicht allgemein gesetzmäßig auftretende) kuglige Gestalt der Embryonalkammer, die sich in allen Familien findet, als die Wiederholung der frühen Ahnenstufe einer homaxonen kugligen Ausgangsform, wie z. B. *Saccammina* (Taf. I Fig. 6—7) anzusehen, worauf Bütschli schon aufmerksam gemacht hat, mit genau demselben Recht, mit dem man etwa den Eizustand der Metazoen mit demjenigen einer ruhenden Amoebe vergleichen darf; also auch hier eine recht weithin geltende Wiederholung früheren Ahnenzustandes beim Beginn der Entwicklung; auch hier Geltung des biogenetischen Grundgesetzes in üblicher Weise.

Die letztgenannten Kategorien, welche dem biogenetischen Grundgesetze gehorchen, spielen bei dem Festigkeitsbedürfnis des Embryonalendes, wie sich leicht sehen läßt, keinerlei hervorstechende Rolle, oder sie beeinträchtigen die Widerstandsfähigkeit des Primordialendes wenigstens in keiner Weise. Die *Orbulina*-Hülle ist eine aufgeblähte Schwimmkammer, deren Herrichtung dem Primordialende wegen Materialmangels vorweg versagt und nur der herangewachsenen Schale ermöglicht ist, und die in keiner Weise die Festigkeit des Primordialendes beeinflußt; die ganz unregelmäßigen Auftreibungen der fistulosen Polymorphinen und Cristellarinen sind voraussichtlich besondere Anpassungen an die Brutbildung[3]), die schon darum keine maßgebende Rolle bei der Festigkeitsauslese zu spielen scheinen, weil sie außerordentlichem Wechsel in ihrer individuellen Ausgestaltung unterworfen sind[4]); also nicht wie sonst in eine bestimmte Architektonik hineingezüchtet worden sind. Der rauhwandige Zustand der Jugend-

[1]) Cf. Rhumbler **05** p. 103.

[2]) Cf. Rhumbler **94** p. 455.

[3]) Die gewöhnlichen Schalenmündungen dieser Gruppe sind so außerordentlich eng, daß weder Embryonen noch voraussichtlich auch Schwärmer durch sie hindurchtreten können; da nun auch erwachsene Schalen mit aufgelösten Wandteilen in den Endkammern, die etwa zum Durchlassen der Brut hätten benutzt werden können, nicht bekannt geworden sind, so ist es wahrscheinlich, daß sich die Sarkode zur Einleitung der Brutbildung von der Endkammer ansammelt und sich mit einer bauchigen Schalenwand umkleidet, welche Ausfuhröffnungen von genügender Weite für die Brut besitzt; auf alle Fälle entsprechen die fistulosen Endkammern solchen Anforderungen in allen Stücken.

[4]) Cf. Jones and Chapman **96**; ich schließe mich zwar der Auffassung von Jones und Chapman an, daß die fistulosen Röhren aus einer kalkigen Umkleidung der Hauptstämme der Pseudopodienbüschel entstanden sind, glaube aber, daß die weitmündigen Röhren noch dem besonderen Zwecke des Auslassens der Brut dienen.

stadien der vorhingenannten Arenosen ist für die Festigkeitsfrage des Primordialendes ganz gleichgültig. Die weit verbreitete kuglige Ausgestaltung der Embryonalkammer aber hat in der Kugelform an sich schon den höchsten Grad der Widerstandsfähigkeit gegen allseitige Angriffsmöglichkeiten erreicht, ein Abgehen von der von langher überkommenen Kugelform könnte der Festigkeit des Primordialendes oder wenigstens derjenigen der Embryonalkammer nur schaden und geschieht nur dann, wenn für den Aufbau der später anschließenden Kammern günstigere Ansatzflächen (Flußflächen) geschaffen werden müssen (cf. p. 76).

Wir können demnach den Sinn unserer Erwägungen für unsere Zwecke folgendermaßen zusammenfassend formulieren: Nur in Sachen »Festigkeit« ist das Primordialende biformer Schalen dem Wachstumsende in seiner Entwicklungshöhe vorauf, in anderen Beziehungen aber nicht. Die phylogenetisch abfallende Schalenontogenie dokumentiert sich mit anderen Worten nur in Festigkeitsfaktoren, nämlich: 1. in der Verwendung eines höheren Aufwindungsmodus am primordialen Schalenende biformer Arten; 2. durch festigende Auflagerungen auf die Schalenwand am primordialen Schalenende dekorierter Arten; 3. durch engeres Zusammenschieben der am Primordialende gelegenen Kammern; 4. durch gelegentlich stärkere Verkalkung des Primordialendes. — Die Maßgeblichkeit dieser Faktoren beim Aufbau des Primordialendes ist leicht zu verstehen. Die Erstlingskammern sind vor die Aufgabe gestellt, mit einer relativ sehr geringen Schalensubstanzmenge eine möglichst große Festigkeit zu erreichen; die späteren Kammern haben zur Erreichung derselben Festigkeit sehr viel mehr Schalensubstanz zur Verfügung, sie können sich daher mit einem weniger festeren Konstruktionsplan bescheiden und den notwendigen Festigkeitsgrad einfach durch Verdickung der Wände erreichen.

Steigert also irgend eine Schaleneigentümlichkeit die Schalenfestigkeit und findet sich diese Eigentümlichkeit am Primordialende, so darf sie nicht als Wiederholung einer früheren Ahnenstufe, sondern sie muß im Gegenteil als ein Neuerwerb, als ein Anzeichen für neue Entwicklungsrichtung angesprochen werden; der frühere Zustand und hierdurch die phylogenetische Herkunft, bzw. die systematische Angliederung ist dann am Wachstumsende, nicht am Primordialende abzulesen.

Im Gegensatz hierzu wird man andrerseits Schaleneigentümlichkeiten, die nicht in nachweisbarem Grade eine Verfestigung des Primordialendes der Schale zur Folge haben, in der Weise für die Aufstellung des Systems ausnützen müssen, daß man das primordiale Schalenende und nicht das Wachstumsende nach der phylogenetischen Herkunft und systematischen Stellung der betreffenden Formen fragt. So zeigt sich, daß *Orbulina* von Globigerinen abzuleiten ist, daß sich die fistulosen Polymorphinen und Cristellarinen von nicht fistulosen Polymorphinen, bzw. Cristellarinen herleiten, daß die Ramulinen denselben Weg von den Polymorphinen aus genommen, aber dann mehrere fistulose Kammern hintereinander aufgebaut haben u. dgl. m.

Als Antwort auf die in der Kapitelüberschrift gestellte Frage können wir unser Ergebnis auch in folgendem Satz zum Ausdruck bringen:

Die auf den ersten Blick sehr auffällige Umkehrung der Reihenfolge phylogenetischer Entwicklungsstufen während der Schalenentwicklung ist darauf zurückzuführen, daß die zur phylogenetischen Weiterentwicklung der Foraminiferenschale führende Festigkeitsauslese sich zuerst am Primordialende äußern mußte, weil das Primordialende aus den vorgebrachten inneren Gründen nicht dieselbe Wanddicke wie die späteren Kammern erreichen konnte[1]).

Gemeinsames Entwicklungsziel für mehrere Formen (Konvergenzformen).

Wenn man die Regel von der phylogenetisch abfallenden Entwicklung der Kammerreihe oder des phylogenetischen Weiterstrebens der Kammerausbildung am Primordialende, wie man sich auch ausdrücken könnte, bei den Milioliniden zur Anwendung bringt, so wird man auf eine neue Tatsache aufmerksam.

Nicht bloß biforme oder triforme *Biloculina-* oder *Triloculina*-Arten haben ihre Anfangskammern quinqueloculinär aufgewunden, sondern dieselbe Aufwindungsweise treffen wir auch bei biformen Spiroloculinen, die Schlumberger zu dem neuen Genus *Massilina* vereinigt hat. Hieraus müssen wir schließen, daß *Biloculina* und *Triloculina* sowohl als die sonst ganz anders gestaltete *Spiroloculina* auf dem Wege stehen sich in Quinqueloculinen umzuwandeln; ja wenn wir uns eine *Articulina* vergegenwärtigen, deren Anfangsteil eine *Quinqueloculina* darstellt, während ihr Endteil geradegestreckt ist und an die Stammgruppe der Nodobacularien erinnert, so müssen wir auch in ihr eine Thalamophore erkennen, die von einem viel ursprünglicheren Ausgangspunkte demselben Ziele »*Quinqueloculina*« hin zustrebt.

Angesichts dieser Tatsachen müssen wir die Frage aufwerfen, ob unter solchen Umständen das Genus *Quinqueloculina* als ein einheitliches aufgefaßt werden darf. Eine sichere Antwort kann hierauf noch nicht gegeben werden, da wir bis jetzt noch nicht wissen, inwieweit sich biforme Miliolinen schon in früheren Erdperioden gefunden haben, und ob dort eine Umwandlung, die in der Jetztzeit unverkennbar im Gange ist, schon stattgefunden hat. Wie dem auch sei, vielleicht wird uns eingehendes Studium des Weichkörpers die einzelnen Stammeszweige, welche zu dem Genus *Quinqueloculina* zusammengeschmolzen scheinen, wieder voneinander trennen lassen. Ich bin somit vollständig davon überzeugt, daß ein eingehendes Studium der Weichkörperverhältnisse zur feineren Ausbildung des Systems sehr erforderlich ist, ich vermag aber in dieser Richtung nicht soweit zu gehen, daß ich die Einteilung der Foraminiferen auf Grund der Schalenmorphologie für eine unnatürliche halten könnte. Gegen eine solche extreme Auffassung scheint mir das ganze Tatsachenmaterial der Paläontologie zu sprechen.

Die auffällige Erscheinung eines gemeinsamen Entwicklungszieles für verschiedene Schalenform könnte beinahe den Anschein erwecken, als ob hier eine gewisse Telologie im Spiele sei,

[1]) In welcher Weise sich die phylogenetisch abfallende Schalenontogenie der Foraminiferen mit der phylogenetisch aufsteigenden Entwicklung des Metazoenkeimes, mit dem biogenetischen Grundgesetz also, unter gleiche Gesichtspunkte bringen läßt, kann hier nicht näher ausgeführt werden. Ich muß in dieser Beziehung auf meine früheren diesbezüglichen Auseinandersetzungen verweisen (cf. Rhumbler **97** p. 187—191).

welche die ganze Familie der Miliolinen nach einem Zielpunkt zusammenziehe; als ob die Entwicklung eine zielbewußte wäre. Die scheinbare Teleologie ist das Werk der Festigkeitsauslese, die jede Form nach derjenigen Schalenausbildung hintreibt, welche für sie die erreichbar höchststehende, die festeste ist. Für die Miliolinen scheint der *Quinqueloculina*-Typus der festeste zu sein. So konnte Schlumberger (**93**) unter 10 *Quinqueloculina*-Spezies nur für 3 seine B-Formen auffinden, und diese unterschieden sich von seinen A-Quinqueloculinen nur durch eine Drehung der Anfangskammern, nicht aber durch die Kammeranordnung selbst; die Quinqueloculinen haben eben das Erreichbare schon erlangt.

Es ist nicht zu verwundern, wenn so einfache Organismen wie die Thalamophoren auf äußere Einflüsse hin oftmals in derselben Weise geantwortet haben, zumal wenn es sich um nächste Verwandte handelt. Es kommen hierdurch Konvergenzgruppen zustande, die auch frühere Forscher schon zu der Annahme einer polyphyletischen Herkunft verschiedener Genera geführt haben; z. B. Schubert (**02** p. 84) für das Genus *Textularia* und neuerdings Hucke (**07** p. 43) für *Cornuspira*. Schubert bezeichnet (loc. cit. p. 85) derartige polyphyletische Gattungen mit dem zweckmäßigen Ausdruck »Mischgattungen«.

Überblick über den phylogenetischen Entwicklungsgang der Foraminiferen auf Grund ihres Schalenbaues.

Die seitherigen Erörterungen ergeben folgende für die Aufstellung des natürlichen Systems wichtige Gesichtspunkte.

Die ursprünglichsten Foraminiferen waren monothalam, besaßen eine Sand- oder vielleicht ursprünglicher noch eine Keratinschale, sie waren imperforat und haben sich zu perforaten und imperforaten Sand- und Kalkschalern weiter entwickelt, indem sie entweder in monothalamer Form verharrten oder durch segmentiertes Längenwachstum polythalam wurden. Beim Komponieren der Reihen sind die biformen oder triformen Arten als Übergänge von Wichtigkeit, indem sie in ihren späteren Kammern ihre Herkunft, in ihren Erstlingskammern aber die Richtung kennzeichnen, in der sich ihre Stammformen weiter entwickelt haben. An diesen sichergestellten Reihen läßt sich mit großer Gewißheit konstatieren, daß das Movens ihrer Weiterentwicklung eine Festigkeitsauslese gewesen ist. Diese Festigkeitsauslese hat dann oft zur Entwicklung von außerordentlich ähnlichen Schalenformen geführt, die sich bis jetzt, da ihr Weichkörper noch nicht eingehend genug studiert ist, nicht auseinanderhalten lassen. Dem System wird deshalb an solchen Konvergenzpunkten noch eine gewisse Unsicherheit anhaften, die aber nicht schwer ins Gewicht fallen kann, da nur bei nächstverwandten Arten diese Konvergenz gelegentlich eine so große ist, daß sie bis jetzt an den Konvergenzpunkten für eine Gattung gelten müssen. Die eventuell später durch Studium des Weichkörpers ermöglichte Scheidung wird die Stellung der einzelnen Genera im System voraussichtlich nicht in namhafter Weise ändern können.

Die unterste Wurzel des Stammbaums der Foraminiferen, die erste Gruppe des natürlichen Systems, kann paläontologisch nicht mehr eruiert werden, dagegen sind in späteren Formationen Neulinge aufgetreten, welche ohne beschalte Vorfahrenformen sind, und sich außerdem durch die Einfachheit ihres Schalenbaues als Formen ansehen lassen, denen jene erst entstandene Thalamophoren wohl sehr ähnlich gewesen sind; ich fasse diese Foraminiferen als *Saccamminidae* und *Rhabdamminidae* zusammen.

Bei ihrer Anordnung sowie bei Feststellung ihrer Beziehung zu höheren Foraminiferenfamilien, die zunächst monothalame sind, will ich induktiv vorgehen, indem ich von einer sehr losen Schale als Grundform ausgehe, und immer die Frage aufstelle, wie konnte sich diese Form und die auf sie folgenden festeren Formen immer weiter festigen, und welche Folgen erwuchsen aus der jeweiligen Festigungsweise für das Schalenwachstum, resp. für die Schalengestalt. Die Stammformen sind wohl zweifellos nackte Amöben mit retikulären Pseudopodien

gewesen (die sogenannten »Nuda« F. E. Schulze[1]), die sich durch Hüllbildungen gegen äußere Einflüsse zu schützen suchten. Diese Amöben mögen schon durch eine Gallerthülle geschützt gewesen sein, wie sie sich nach Frenzels Mitteilung bei vielen Amöben heute noch findet und wie sie auch den im Gehäuse geborgenen Weichkörper der *Saccammina sphaerica* M. Sars noch heute umgibt.

Durch Verfestigung oder durch besondere Umwandlung der Gallerte ist dann offenbar die Unterfamilie der *Allogromiinae* entstanden.

Einen noch weiter greifenden Fortschritt zur richtigen Gehäusebildung zeigt *Myxotheca*, welche durch lose aneinanderhaftende Steinchen ihre Gallerthülle verstärkt. Diese lose Steinhülle erhält durch eine noch plasmatisch (?) (leicht färbbar, leicht löslich in KHO) reagierende Kittmasse weitere Festigung bei *Astrorhiza*. Diese gallertige oder plasmatische Hüllbildungen setzten dem Wachstum des Weichkörpers keinerlei Schranken entgegen, sie konnten beim Wachstum erweicht und gedehnt werden. (1. Expansionswachstum.)

Auf einer späteren Stufe erzeugte das, mit der Zeit leistungsfähiger gewordene, Protoplasma pseudochitinige, kalkige, kieselige Bindemittel, welche zur Schalenverstärkung zwischen den Bausteinen des Gehäuses abgelagert werden konnten. Mit dieser Festigung der Hülldecke hörte aber die Unabhängigkeit des Weichkörpers vom Schalenwachstum auf; die Hülle wurde zu fest oder die Lösung des verwendeten Kittes zu umständlich, um jedesmal beim Wachstum des Weichkörpers expandiert werden zu können. Zwar wurde manchmal noch die feste Hülldecke, sobald eine Vergrößerung des Schalenlumens stattfinden sollte, aufgebrochen und unter Einschaltung von neuen Festigkeitsmaterialien ausgedehnt. (2. Intercalares Wachstum.) *Saccammina*.

Meist blieb alles bestehen was bislang an der Schale gebaut war, der sich vergrößernde Weichkörper setzte neue Schalenstücke an die alten, unverändert gebliebenen, an. (3. Appositionelles Wachstum.)[2]).

Da, wo sich die Mündung am Gehäuse befand, wurden die neuen Schalenteile angesetzt. Die einfachste Form solcher Ansatzstücke ist die Röhrenform. Es entstanden so zylindrische Röhren wie *Hyperammina* oder *Rhabdammina*. Waren mehrere Gehäusemündungen vorhanden, so strahlten mehrere solcher Röhren von der ursprünglichen Schale aus *(Rhabdammina linearis)*. Durch Verzweigung der Ansatzröhren entstanden Formen wie *Hyperammina ramosa* und *Hyperammina arborescens*. Das Röhrenwachstum in gerader Richtung brachte aber zweierlei Nachteile für die betreffenden Formen mit sich. Die hiermit verbundene Längenausdehnung des Gehäuses mußte namentlich dünnwandigen Gehäusen, oder solchen mit spröder Kittmasse (Kiesel, Kalk) geradezu verderblich werden, da für äußere Gewalteinflüsse desto größere Hebelarme geschaffen wurden,

[1]) Eine Zusammenstellung der hierher zu rechnenden Formen findet sich bei Rhumbler (**03** p. 185—192), es gehören acht Genera mit elf Spezies hierher.

[2]) Einen eigentümlichen Irrweg, der offenbar wegen starker Materialverschwendung nicht weiter benutzt worden ist, haben mehrere Angehörige des Genuß *Hormosina* dadurch eingeschlagen, daß sie ihren Sarkodeleib bei jedesmaliger Gehäusevergrößerung ganz aus der seitherigen Schale herauszogen und dann eine neue selbständige größere kuglige Schale aufbauten. Meist bleibt dabei der Neubau mit den früheren Bauten zwar in Verbindung, aber nur der Neubau ist bewohnt, so daß pseudopolythalame Schalen entstehen, bei denen nur die Endkammer bewohnt ist (näheres cf. Rhumbler **05**).

je ausgiebiger dieses Wachstum war. Außerdem mußten derartig in die Länge geführte Schalen dem Träger den Transport derselben ungemein erschweren.

Es galt daher, die wachsenden Röhren auf einen kleineren Raum zusammenzudrängen. Dies konnte in zweierlei Weise geschehen. Die wachsende Röhre konnte einmal ihre Zylinderform aufgeben und die neuen Ansatzstücke mit immer größer werdenden Radien aufbauen, wodurch ein trichterartiges Gehäuse entstand (appositionelles trichterartiges Wachstum). Eine solche Wachstumsweise hatte aber den Nachteil, daß nach vorn zu eine große Mündungsöffnung offen blieb, die ungeschützt war *(Jaculleła)*. Wenn auch einige Formen, wie die rezente *Hippocrepina*, diesem Nachteil dadurch begegnen konnten, daß sie das Mündungsende mit einem Deckel verschlossen, der eine kleinere Mündungsöffnung enthielt und lockerer zusammengefügt erscheint als die übrige Gehäusewand, um beim Schalenwachstum entfernt und neu gebildet werden zu können; so war diese Wachstumsweise doch zu umständlich, um der anderen einfacheren gegenüber das Feld behaupten zu können.

Dieses andere einfachere Mittel der Gehäuseverkürzung bestand darin, daß es nicht mehr in gerader Richtung fortwuchs, sondern sich in Windungen zusammenknäuelte (Knäuelwachstum). Diese Zusammenknäuelungen mögen anfänglich noch sehr unregelmäßige gewesen sein [*Tolypammina vagans* (H. B. Brady), mit welcher Brady *Girvanella* aus dem Silur identifizieren zu dürfen glaubt], allmählich mag dann das einfachere, regelmäßig spiralige Wachstum entstanden sein [1]) *(Ammodiscus)*. Eine weit ausgiebigere Vergrößerung des Wohnraumes bei gleichzeitiger Zusammenhaltung des Gehäuses (minimale Verlängerung des Gehäusedurchmessers) wurde dadurch erreicht, daß die beiden vorgenannten Wachstumsprinzipien sich vereinigten, d. h. daß die ursprüngliche Gehäuseröhre sich spiralig aufwand und gleichzeitig ihren Durchmesser stetig vergrößerte. Dieser Aufwindungsmodus bot zwei Vorteile; er machte durch größere Raumgewährung seltener einen Neuansatz von Wachstumsstücken notwendig, belastete also das Tier weniger mit Baugeschäften, und verlieh der wachsenden Schale eine größere Festigkeit, weil die sich aufwindende Röhre als eine Hohlsäule betrachtet werden kann, deren Widerstandskraft mit dem Durchmesser wächst, und weil die Aufknäuelung an sich schon (cf. p. 17) eine Festigkeitssteigerung bedeutet.

Es ist dieser Aufwindungsmodus denn auch der höchste, den die Monothalamen erreicht haben; wenn er trotzdem nur selten *(Cornuspira, Psammonyx)* benutzt worden ist, so liegt dies wohl daran, daß auch hier mit dem Anwachsen der Röhrenradien die Mündungsöffnung immer größer wurde.

Die Entwicklung der polythalamen Schalen geht von den langgestreckten Röhren aus. An vielen derselben lassen sich schon von Zeit zu Zeit leichte Einschnürungen erkennen, die in unregelmäßigen oder regelmäßigeren Abständen aufeinanderfolgen. Aus diesen Einschnürungen läßt sich schließen, daß das Wachstum dieser Röhren bereits ein periodisches zu werden im Begriffe steht (segmentierte Röhren). Es scheint für die Schalenträger von Vorteil gewesen zu sein, wenn die Arbeiten des Schalenbaues auf kürzere Zeiten zusammengedrängt wurden, worin dieser Vorteil aber bestand, kann bis jetzt nicht gesagt werden. Es mag nur

[1]) Als Beleg für das oben Gesagte können diejenigen biformen Röhren gelten, deren Anfang spiral eingewunden ist, während ihr Ende frei absteht und gerade gerichtet ist; unter diesen finden sich auch solche, deren Anfangsteil regelmäßig eingerollt ist, während ihr Endteil sich unregelmäßig hin und her windet (Taf. IV Fig. 5).

darauf hingewiesen werden, daß ja das organische Wachstum in der Regel in Perioden abläuft, auch selbst da, wo es, wie bei vielen Pflanzen, ein kontinuierlich gleichmäßiges zu sein scheint.

Was im übrigen auch zu dem periodischen Schalenwachstum geführt haben mag, so ist es doch sehr wahrscheinlich, daß die jedesmalige Wachstumsperiode Störungen mit sich brachte: Schaudinn beobachtete, daß sich die Calcituben vor dem Weiterbau ihrer Röhren manchmal eine ganze Woche lang in ihre Schale zurückziehen, ohne Nahrung aufzunehmen oder Pseudopodien auszuschicken. Ähnliches berichtet Winter in seiner *Peneroplis*-Monographie (cf. Winter **07**), auch ich fand in Saccamminen, die im Begriffe standen, vom *Psammophaera*-Stadium in das Stadium der ausgebildeten *Saccammina* überzutreten, die Nahrungskörper und Schlickmassen nicht, die sonst in reichlicher Anhäufung den Weichkörper erfüllen; auch diese Saccamminen fasteten offenbar vor ihrer Gehäuseumwandlung bzw. Vergrößerung.

Es war daher von weiterem Vorteil, wenn die mit dem Gehäusewachstum verbundenen Störungen möglichst selten eintraten.

Es wird das Bestreben geworden sein, die neu angesetzten Schalenstücke so geräumig als irgend möglich von Anfang an anzulegen, um den Vergrößerungsvorgang des Gehäuses auf das Minimum seiner Notwendigkeit zu beschränken. Die beste Raumausnutzung bot aber die Kugelform — weil sie bei kleinster Oberfläche den größten Inhalt umschließt —, daher wurden die periodischen Ansatzstücke in Kugel- oder Beutelform ausgeführt, was zugleich den Vorteil hatte, daß die Gehäuseöffnung jede beliebige Weite annehmen konnte, und daß sie nicht wie bei dem nichtperiodischen Trichterwachstum einer durch Anlage der Ansatzstücke verursachten Erweiterung anheimfiel. Sie wurde möglichst eng gehalten. So denke ich mir aus den ursprünglich einfachen Sandröhren durch Vermittlung der segmentierten Röhren schließlich die Nodosinellen des Kohlenkalkes entstanden, die uns zugleich in das paläontologisch bekannte Foraminiferengebiet einführen. Je größer der Durchmesser der kugel- oder beutelförmigen Gehäuseabschnitte war, die wir jetzt schon als Kammern bezeichnen bedürfen, desto mehr wurde zugleich der allzugroßen, gefährlichen Längenausdehnung der Gehäuse gesteuert.

Nichtsdestoweniger drohte in der jedesmaligen Verengerung des Gehäuses an Stelle der jeweiligen Kammermündungen die Gefahr des Zerbrechens aufs neue; ja diese Gefahr wurde dadurch noch gesteigert, daß einige Formen ihre beutelförmigen Kammern zu einem flaschenhalsähnlichen Mündungsrohre auszogen (Taf. VIII Fig. 13, 16, 19, 20; Taf. XX Fig. 3).

Diese Gefahr hat nach meiner Ansicht zur Entstehung der Lageninen aus den Nodosarinen geführt, indem die mehr oder weniger langhalsig aneinandergefügten *Nodosaria*-Kammerreihen in einzelnen Kammern, d. h. Lagenen auseinanderbrachen (Taf. XX Fig. 3 und Fig. 17, 18).

Sollte die Brüchigkeit der durch Aufbauschung neuentstandener Ansatzstücke entstandenen Kammerreihen nicht allenthalben zu einem Auseinanderfallen der Kammern führen, so mußten neue Festigungswege beschritten werden. Solcher Wege wurden drei von den in Weiterentwicklung begriffenen Formen eingeschlagen.

Entweder wurden erstens, die neuen Kammern enger zusammengeschoben, indem sie nicht auf die Mündung der vorausgehenden Kammer selbst aufgesetzt wurden, sondern in weiterem Umfange auf der Wandung der vorletzten Kammer ihre Ansatzstelle fanden, z. B. Taf. VIII Fig. 16 u. 17.

Auch hier mache ich darauf aufmerksam, daß dieses Zusammenschieben zuerst bei den Erstlingskammern auftritt und anfänglich auf die späteren Kammern nicht ausgedehnt wird, daß also auch hier die höhere Entwicklung erst allmählich nach den Endkammern hin phylogenetisch fortschreitet. Zweitens wurde wieder das Mittel der Aufknäuelung zur Anwendung gebracht (Taf. XXIV Fig. 3).

Am ausgiebigsten wurde aber der doppelte Zweck, der Festigung und der größten Raumbeschaffung, dadurch erreicht, daß sich drittens die beiden vorgenannten Wachstumsarten vereinigten. So finden wir denn die weitaus größte Mehrzahl der Polythalamien aus aufgeknäuelten aufgetriebenen Kammern zusammengesetzt, von denen sich die späteren mit möglichst breiter Basis an die früheren anlegen.

Die Aufknäuelung der Polythalamien konnte in sehr verschiedener Weise vor sich gehen, sie konnte spiral, textularoid, miliolinid usw. usw. sein, dabei haben die einzelnen Stämme durch lange Reihen hindurch den einmal angenommenen Aufwindungsmodus beibehalten, wenn auch unter mannigfachen Variationen.

Das Übergreifen der Wände späterer Kammern auf die Wände der früheren konnte zur Erzielung einer größeren Festigkeit bis zu sehr verschiedenem Grade ausgedehnt werden und bis zur vollständigen Involution, d. h. Einhüllung der früheren Kammern durch die späteren führen; die Involution ist auf keine besondere Art der Schalenkonstruktion beschränkt. Gleichwohl muß das eine auffallen, daß die imperforaten Formen in sehr viel ursprünglicher Ausbildung das weitere Festigungsmittel der Involution benutzt haben, als die perforierten Formen, bei denen nur in den höchst entwickelten Zweigen eine mehr oder weniger ausgedehnte Involution auftritt. Dies scheint mir leicht begreiflich, die involutierenden Kammern nehmen den eingehüllten die Möglichkeit, durch Pseudopodien direkt mit der Außenwelt in Verbindung zu treten. Da nun bei imperforaten Formen überhaupt nur die zuletzt angelegte Kammer mit der Außenwelt durch die Gehäusemündung in direkter Kommunikation steht, ist es für sie ganz gleichgültig, ob die früheren Kammern durch die späteren eingehüllt werden oder nicht, und der Vorteil der Involution hat denn schon auf sehr einfacher Stufe zur Ausbildung involuter Genera *(Biloculina)* geführt. Nicht so bei den perforaten Formen, hier besaßen die Erstlingskammern ebensogut Poren als die später angelegten; hätten nun die späteren Kammern die früheren eingehüllt, so hätten sie die Erstlingskammern der Fähigkeit einer direkten Kommunikation mit der Außenwelt beraubt. Der Vorteil der Involution scheint aber ein so großer gewesen zu sein, daß schließlich auch die perforaten Formen die Involution, wenn auch nicht ohne weiteres, annahmen. Sie sicherten nämlich durch oft sehr komplizierte Kanalsysteme, die so angelegt sind, daß sie der Festigkeit der Schalenwand möglichst wenig schaden, ihren früheren Kammern die Möglichkeit einer direkten Kommunikation mit der Außenwelt, wenn sie zur vollkommenen Involution schritten. Ich halte demnach das Kanalsystem von höheren perforaten Formen, für eine Begleiterscheinung der Involution. Weder bei imperforaten Formen noch bei nicht involutierten kommt ein solches Kanalsystem vor.

Gestaltungsmechanik der Foraminiferenschale.

1. Gestaltungsmechanik der monothalamen Schale.

Die Foraminiferenschale ist als ein erstarrendes Abscheidungs- oder Umwandlungsprodukt der Oberfläche des flüssigen Sarkodekörpers aufzufassen; sie hält nach ihrer Erstarrung die Form fest, die der Sarkodekörper zur Zeit der Abscheidung inne hatte, und stellt somit eine vom Weichkörper selbst geformte Hohlform dar, in welcher der Weichkörper auch nach der Abscheidung Wohnraum und Schutz findet. Die abgeschiedene Masse selbst ist ursprünglich pseudochitiniger (albuminoider) Natur, erhält aber bei den verschiedenen Formen verschiedene Verstärkungsmaterialien, die entweder aus von außen aufgenommenen Fremdkörpern oder aus bestimmten Chemikalien bestehen, die der Sarkodekörper selbst zur Abscheidung bringt.

Sehen wir zunächst von diesen Verstärkungsmaterialien ab und betrachten wir nun die Gestalt der Schalen als solche von technischen Gesichtspunkten aus, so läßt sich für alle Formen der Nachweis erbringen, daß sie infolge der für den flüssigen Sarkodeleib geltenden Oberflächenspannungsgesetze aus »relativen Minimalflächen« zusammengebaut sind; d. h. daß die Schalenwände sich dem Weichkörper mit einer Innenfläche anlegen, die so klein ist, als sie unter den obwaltenden Umständen nur immer sein kann. Wäre die flüssige Sarkode durchaus homogen, d. h. in all ihren Einzelheiten gleich beschaffen, so müßte sich bei monothalamen Schalen die Sarkode infolge ihrer dann auch homogenen Oberflächenspannung zu einer Kugel abrunden, weil die Kugel diejenige mathematische Körperform ist, welche ein gegebenes Volumen mit der denkbar kleinsten Oberfläche deckt, und auch die Schale müßte als Abscheidungsprodukt kuglig werden. Polythalame Schalen würden ihre einzelnen Kammern in gleichfalls kugliger Form unter mehr oder weniger geringer durch die jeweiligen Adhäsionsverhältnisse bestimmter Abplattung oder unter konkaver Eindellung an der Anschlußstelle aneinanderreihen müssen.

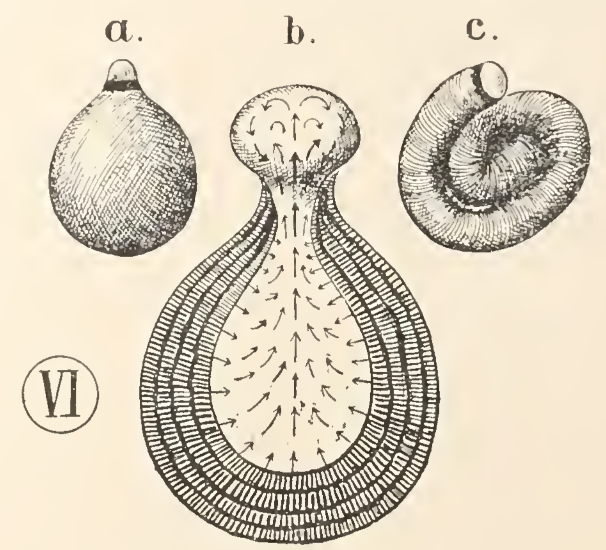
Der Sarkodekörper der Foraminiferen ist aber keine homogene Flüssigkeit, sondern ein anomogenes schaumig, wie der technische Ausdruck seit Bütschli lautet: »wabig« gebautes Flüssigkeitsgemisch, dessen einzelne Schaumwände an verschiedenen Stellen eine verschiedene Beschaffenheit besitzen, wie ich anderwärts gezeigt habe[1]). Je größer die Anomogenität der Sarkode, desto anomogener, d. h. verschiedener ist auch die Oberflächenspannung und desto stärker werden die Abweichungen von der Kugelform werden. Absolute Minimalflächen, d. h. Minimalflächen im Sinne der Mathematik, sind unter solchen Umständen dann nicht mehr zu erwarten, sondern es treten dann notwendig Schalen- bzw. Kammergestalten auf, die eine größere

[1]) Vgl. Rhumbler: »Die anomogene Oberflächenspannung des lebenden Zellinhaltes« in: Anatom. Hefte (Merkel u. Bonnet) v. 27 H. 83, 1905 p. 863—865.

Oberfläche haben, als kugliger Ausbildung beiwohnt, die aber den durch die Anomogenität notwendigen Oberflächenzuschuß trotzdem immer so klein als irgend denkbar zulegen, und darum eben als »relative« Minimalflächen bezeichnet werden.

Die anomogene flüssige Körpersarkode mit ihrer anomogenen Oberflächenspannung verfährt beim Aufbau und Wachstum ihrer Schale nicht anders, als von jeder anderen Flüssigkeit zu erwarten ist, die unter Wirkung anomogener Oberflächenspannung eine feste Haut oder Grenzmembran gegen ein äußeres flüssiges Medium zur Abscheidung bringt. Dieser Satz läßt sich zunächst für die monothalamen Schalen durch ein einfaches Experiment beweisen.

Übergießt man 0,1—3 mm große Quecksilbertröpfchen in einer flachen Schale (mit horizontalem Boden) mit Wasser und fügt man dann dem Wasser soviel kristallisierte Chromsäure in möglichst unregelmäßiger Einstreuung zu, als nötig ist, um eine fünfprozentige Chromsäure zu erhalten[1]), so überdecken sich die Quecksilbertröpfchen mit einer festen kristallinischen Hülldecke (der Hauptsache nach von Quecksilberoxydulchromat), unter deren Druck der Tropfen ihre ursprüngliche Gestalt verlassen, und nehmen nun im Laufe von $1^1/_2$—3 Tagen alle wesentlichen Formen der monothalamen Foraminiferenschalen an, die von der festwerdenden Hülldecke somit oft mit größter Treue kopiert werden. Unter einer größeren Zahl derartiger Versuche wird man alle Formen zusammenfinden, die im Bereich der monothalamen Familien der Saccamminiden, Rhabdamminiden und der Ammodisculiniden vorkommen; es fehlen weder die Kugelformen der Saccamminen, noch die Röhrenformen der Rhabdammininen, noch die verzweigten oder sternförmigen Formen, wie sie bei den Astrorhizinen besonders häufig sind, noch die spiral eingerollten der Ammodiscinen, noch die Anfänge einer primitiven Segmentierung, wie sie sich beispielsweise bei *Rhabdammina discreta* findet. An Stelle der Mündung findet man auch bei diesen Quecksilberexkreszenzen stets an einer der jeweiligen Foraminifere, die in Nachahmung vorliegt, genau entsprechenden Stelle eine Öffnung, aus welcher die von dem Wachstumsdruck der Hülle hervorgepreßte Quecksilberkuppe aus der sonst braunroten Decke hervorglitzert (Textfig. VI). In meiner Arbeit über den »Aggregatzustand und die physikalischen Besonderheiten des lebenden Zellinhaltes« habe ich eine größere Zahl derartiger Parallelformen zwischen Quecksilberexkreszenzen und Foraminiferen abgebildet, z. T. auch photographiert, auf die hier verwiesen werden muß (cf. Rhumbler **02** p. 269—283).



Figur VI.
Quecksilberexkeszenzen, durch Einbettung von Quecksilbertröpfchen in Chromsäure erhalten; *a* und *b* *Saccammina*-ähnliche Formen; in *b* = Radiärstellung der Quecksilberoxydulchromatkristalle und Druckverteilung; *c* = spiralgewundene Form. Die Schwärzung an der Mündung rührt von einer chemischen Vorstufe der sonst roten Quecksilberchromatverbindung her; Vergr.: *a* und *c* = ca. 10 : 1; *b* = 25 : 1.

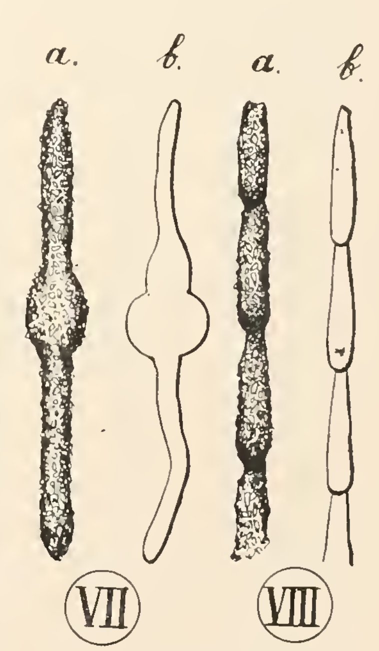
[1]) Man wiegt also etwa 5 g Chromsäure ab, wenn man die Quecksilbertropfen vorher in 100 ccm dest. Wasser verteilt hat, und streut dann diese 5 g in die 100 ccm Wasser ein, in welcher die Quecksilbertropfen liegen.

Die Vergleichspunkte zwischen Foraminiferen und den genannten Quecksilberexkreszenzen beschränken sich darauf, daß hier wie dort eine Flüssigkeit sich mit einer festen Hülldecke umkleidet, daß diese Hülldecke stets an irgend einer Stelle von der Flüssigkeit durchbrochen wird, daß der durch die Hülldecke durchgebrochene Flüssigkeitsanteil sich aufs neue mit einer Hülldecke überzieht, so daß der frühen kugeligen Anfangskammer eine Röhre anwächst, und schließlich, daß die auf diese Weise neu angesetzten Teile der Tropfendecke unter dem Einfluß anomogener Spannungen der Flüssigkeitsoberflächen (des Quecksilbers, bzw. der Sarkode) sehr verschiedene Formen annehmen können, indem sie entweder geradegestreckt bleiben, oder sich unregelmäßig einkrümmen, oder sich in regelmäßigen Spiralen aufwinden, was gelegentlich beiderseits und in jedem Falle mit einer Verzweigung oder mit einer mehr oder weniger ausgesprochenen Segmentierung, welche bei den Foraminiferen die phylogenetische Vorläuferin echter Kammerung ist, verbunden sein kann, oder ohne solche Besonderheiten geschieht. Während aber bei dem Quecksilberexperiment ganz ohne Frage die Anomogenitäten der Spannungen, welche an der verschiedenen Gestaltungsform der Exkreszenzen schuld sind, aus dem äußeren Medium (aus der sich bei dem Experiment zersetzenden Chromsäure nämlich, die wir in ungleicher Verteilung dem Wasser eingestreut haben, um schon die erste Einwirkung der Chromsäure auf die Quecksilbertropfen anomogen einzuleiten) herstammen, während im Inneren des noch nicht umgesetzten Quecksilbers als einer einheitlichen Flüssigkeit keine anomogenen Spannungen möglich sind, können bei den Foraminiferen nur in dem Inneren sich abspielende Anomogenitäten in Frage kommen, da sich das äußere Meerwasser, das die Tierchen bei dem Baugeschäft ebenso wie sonst umgibt, kaum in ausreichender Weise verändern wird.

Für das mechanische Endresultat der Spannungsanomogenitäten ist es natürlich ganz gleichgültig, woher diese Anomogenitäten stammen, von außen her wie beim Quecksilber oder von innen her wie bei den Foraminiferen, wenn die Anomogenitäten überhaupt nur da sind. Bewiesen durch die künstlichen Nachahmungen ist, daß eine Flüssigkeit, die an ihrer Oberfläche auf irgend welche Weise eine feste Decke abscheidet, unter dem Einfluß anomogener Spannungen, die auf ihre Oberfläche einwirken, die diskutierten Gestaltungsformen, die uns bei den Foraminiferen entgegentreten, hervorbringt. Ebenso nebensächlich für die gezogene mechanische Analogie ist es, daß bei den Foraminiferen das Weiterwachsen der Schale von einem Wachstum des Plasmaleibes aus inszeniert wird, während die Quecksilberexkreszens unter dem Druck der zunehmenden Wanddicke[1]) wächst, in dem das Quecksilber an der Stelle geringsten Widerstandes aus der Hülle hervorgepreßt wird; wichtig für die Formgestaltung, die uns hier allein beschäftigt, ist nur, daß ein immer neuer Teil der den Bau ausführenden Flüssigkeit aus dem bereits gebildeten Gehäuse hervorbricht, der sich mit neuen Gehäuseteilen überdeckt, ganz nebensächlich dagegen ist hierbei der Grund, warum er hervorbrechen muß.

[1]) Das entstehende Quecksilberoxydulchromat nimmt infolge seines höheren Atomvolumens mehr Raum ein als das Quecksilber, aus welchem es sich unter Einwirkung der Chromsäure hervorbildet; die feste Hüllschicht von Quecksilberoxydulchromat drückt also, da sie ihr Volumen ausdehnen muß, auf das eingeschlossene Quecksilber und preßt es aus der Stelle, die zufällig den geringsten Widerstand hat, aus der Hülle heraus; das hervorgeschobene Quecksilber wird dann neu umkleidet.

Von Interesse erscheint mir, daß die kleineren Tröpfchen zunächst eine Kugelform mit kleiner Mündung, aus der das Quecksilber hervorgebrochen ist, zur Ausbildung zu bringen pflegen (Textfig. VI), also sozusagen ein *Saccammina*-Stadium durchlaufen. Da nun aber der vorderste Scheitel der aus der Mündung vortretenden Quecksilberkuppe derjenige ist, der im weiteren Verlaufe stets die kürzeste Zeit unter der Einwirkung der Chromsäure steht und darum am dünnsten und am wenigsten widerstandsfähig ist, so wird diese Kuppe immer wieder aufs neue vom Quecksilber durchbrochen, und es wird auf diese Weise ganz allmählich ein Quecksilberfaden aus dem Gehäuse hervorgedrückt, der mit der kuglichen Anfangskammer zusammen das vollendete *Rhabdammina*-Stadium kopiert. Die röhrenförmige Exkreszenzen durchlaufen also den gleichen Entwicklungsgang wie die entsprechenden Foraminiferen, die in ihrem kugligen Anfangsteil ja auch ein *Saccammina*-Stadium bewahren. Die *Rhabdammina*-Formen sind bei den Nachahmungen vorherrschend, und man darf im allgemeinen sagen, ohne das im übrigen zu streng nehmen zu dürfen, daß auch von den übrigen der resultierenden Gestalten diejenigen am häufigsten auftreten, die im Bereich der *Rhabdamminidae* und *Ammodiscidae* am häufigsten sind und umgekehrt diejenigen Formgestaltungen, die in den genannten Familien vergleichsweise selten sind auch unter den Quecksilberexkreszenzen seltener gefunden werden. Eine spiral gewundene Röhre wie sie in *Ammodiscus* vorliegt, stellt höhere Anforderungen an eine gesetzmäßige Verteilung der Anomogenitäten innerhalb der bauenden flüssigen Substanz und man wird sie dementsprechend hier wie dort seltener antreffen (des Genus *Ammodiscus* besitzt bloß 3 rezente Arten) als geradegestreckte oder unregelmäßig hin- und hergewundene Formen, und das gilt bis zu einem gewissen Umfange auch für alle übrigen Formtypen. Die unregelmäßig segmentierten Vertreter der Genera *Rhabdammina* (*Rh. discreta* H. Brady und *Rh. irregularis* Crpt.) und *Hyperammina* (*H. subnodosa* H. Brady) haben früher schon als Übergänge zu höheren polythalamen Formen Erwähnung gefunden (p. 31) und es mag deshalb gerechtfertigt sein, wenn wir ihren Formkopien unter den Quecksilberexkreszenzen noch einige Worte widmen.



Figur VII und VIII.
Fig. VII *a* = *Rhabdammina linearis* Brady; Vergr.: 9:1. — Fig. VII *b* = Quecksilbernachahmung derselben; Vergr.: 5:1.
Fig. VIII *a* = *Rhabdammina discreta* Brady; Vergr.: 7:1. — Fig. VIII *b* = Quecksilbernachahmung derselben; Vergr.: 50:1.

Die beiderseitige Ähnlichkeit wird durch Fig. VII u. VIII veranschaulicht. Die Segmentierung wird bei den Quecksilbergehäusen in zeitweisen Stockungen des Quecksilbervormarsches und im darauf folgenden rascheren Vorfließen desselben ihren Grund haben. Man kann sich denken, daß in der Röhre ein Hindernis (eine abnorme Lagerung der Quecksilberoxydulchromatkristalle etwa) eingetreten ist, das dem ungehinderten Weiterrücken des Quecksilbers Widerstand in den Weg legt. Das Quecksilber wird also temporär langsamer vorfließen und dadurch eine lokale Verengung der Gehäuseröhre veranlassen. Die Wanddicke und der mit ihr verbundene Druck wächst nun, bis das Hindernis überwunden ist. Ist es überwunden, dann fließt das Quecksilber rascher und jetzt in größerer Menge aus, weil es unter größerem Drucke steht, als sonst, wenn

es kontinuierlich ausfließt. Es handelt sich also offenbar hier um eine aus der Mechanik reichlich bekannte Erscheinung, nämlich um eine periodische Überwindung eines Reibungswiderstandes. Bei der Zurückstauung entsteht die Verengerung, beim rascheren Vorwärtsfließen die Aufbauschung der Röhre. Bei den betreffenden Foraminiferen muß eine ganz ähnliche Periodizität vorliegen (cf. p. 47 u. 48), sie bauen nicht kontinuierlich, wie ihre nicht segmentierten Artverwandten, sondern mit verschiedener Intensität, wie das periodisch gehemmte Quecksilber. Die Segmentierung kann beiderseits bei allen Formgestalten auftreten, sie ist aber hier wie dort nicht häufig.

Wie läßt sich nun von hier aus die Kammerung polythalamer Schalen mechanisch verstehen?

2. Gestaltungsmechanik der polythalamen Schalen.

Während die unvollkommene Segmentierung auf eine Periodizität von rascherem und weniger raschem Wachstum zurückgeführt werden konnte, entsteht die echte Kammerung, wie früher schon bemerkt, dadurch, daß zeitweises Gehäusewachstum mit vollständiger Sistierung dieses Wachstums periodisch abwechselt, die Verlangsamung des Wachstums ist also bei der Kammerbildung zu einer vollständigen Ruhepause des Wachstums geworden. Während das kontinuierliche Wachstum ein schützendes Zusammenziehen der weiten Röhrenöffnung, an welcher das Wachstum stattfand, natürlich nicht zuließ, setzt die Ruhepause im Wachstum die Tiere in die Lage, die Röhrenöffnung kurz vor der Wachstumspause bis auf eine kleine Mündung, die zum Auslassen der Pseudopodien unbedingt notwendig blieb, zu verschließen[1]), und so den Schutz, den das Gehäuse seinem Träger gegen fremde Eindringlinge bietet, zu vergrößern.

Durch die Zusammenziehung der ursprünglich weiten Röhrenöffnung zu einer kleinen Mündung wird ein neues mechanisches Moment in den Aufbau der polythalamen Schalen hineingetragen, das bei monothalamen Schalen nicht vorkommt. Die aus der Mündung austretende Sarkode fließt nämlich jetzt von ihrer Austrittsstelle aus über die Außenwand des Verschlußteiles der Röhre hin, die Sarkode berührt also jetzt bei der Anlage neuer Gehäuseteile, die wir als Kammern zu bezeichnen haben, alte bereits zu einem festen Mauerwerk erstarrte Gehäusewandteile, während bei kontinuierlichem Wachstum naturgemäß ein kontinuierlicher Übergang von noch nicht erstarrter neuer Schalen in die bereits erstarrte, hinterwärtige, ältere Gehäusewandsubstanz vorhanden war. Nach einem bekannten Satze aus der Physik, berührt die gleiche Flüssigkeit ein und dieselbe Art von festen Wänden immer unter demselben Winkel, den man als Randwinkel bezeichnet, einerlei, welche Krümmung und Lage die berührten Wände von Haus aus haben. Tritt also die Sarkode beim Kammeraufbau auf die Außenseite der früher gebildeten Schalenwand über, so muß sie als Flüssigkeit mit dieser festen Schalenwand konstante Randwinkel bilden, und diese Randwinkel müssen sich in der später fertig gebildeten Kammer

[1]) Ebenso würde eine Quecksilberexkreszenz, die an ihrem Wachstumsende hervortretende Quecksilberkuppe mit Quecksilberoxydulchromat vollständig überdecken, und dadurch die Gehäuseröhre am Vorderende schließen, wenn man zeitweise das Quecksilber gänzlich am Vordringen hindern könnte. Würde dann etwa durch Erwärmen das Quecksilber gedehnt, so würde es in ganz ähnlicher Weise wie die Foraminifere den Röhrenverschluß am Vorderende wieder mit einem kleineren Mündungsloch durchbrechen können, das wie bei den Foraminiferen eine zentrale Lagerung bevorzugen würde, weil hier die Gehäusedecke sich zuletzt geschlossen hat und darum hier auch am dünnsten ist.

in Gestalt des Winkels erkennen lassen, den jede spätere Kammerwand mit der betreffenden früheren Kammerwand, der sie gerade aufsitzt, bildet. Die Konstanz homologer Randwinkel ist das neue mechanische Moment, das die polythalamen vor den monothalamen Schalen voraushaben.

Ohne mich hier auf Einzelheiten weiter einlassen zu können, die ich in meiner Arbeit aus dem Jahre 1902 ausführlich auseinandergesetzt habe, will ich hier die mechanischen Faktoren kurz zusammenstellen, welche auf Grund des flüssigen Zustandes der Sarkode, den Kammerbau und damit auch den Aufbau der ganzen Schale bei den polythalamen Schalenformen bestimmen. Es sind folgende:

1. Die Anomogenität in der Spannung der Oberfläche desjenigen Sarkodeteils, der zur Zeit der Kammerbildung aus der Schalenmündung hervorgetreten ist.

2. Das Gleichbleiben homologer Randwinkel, d. h. derjenigen Winkel, welche die vorfließenden Sarkodeteile mit den berührten Wandteilen der fertiggestellten Schale während des Kammerneubaues bilden.

3. Die Gestalt der Flußfläche, d. h. derjenigen älteren Schalenfläche, welche von der hervorquellenden Sarkode berührt, sozusagen als »Flußbett« benutzt wird. Es ist das selbstverständlich, denn der eine Schenkel der Randwinkel liegt stets in der Flußfläche selbst.

4. Da die Sarkode gegebenenfalls sehr verschieden gestaltete Flächen der älteren Schalenteile berühren kann, je nach dem Orte, von wo sie her zur Kammerbildung ausfließt, so ist auch die Lage der als Ausflußöffnung dienenden Schalenmündung für die Ausgestaltung der neuerrichteten Kammer maßgebend.

5. Das Gesetz kleinsten Oberflächenkonsumes. Die kammerbildende Sarkode wählt von ihrer Abflußöffnung aus ihre Flußfläche stets so, daß ihre konstanten Randwinkel sich auf denjenigen Schalenflächen vorschieben, die unter steter Beibehaltung der Randwinkel mit dem geringsten Oberflächenaufwand überflossen werden können. (Es ist das eine Folge der Oberflächenspannung der Sarkode.)

6. Unter besonderen Umständen auch die Menge der ausgeflossenen Sarkode. Sie bestimmt immer die »Größe« der Kammer, greift aber auch eventuell als Faktor in die »Gestaltungsform« der Kammer mit ein, nämlich dann, wenn die kammerbildende Sarkode bei schwächerer oder stärkerer Ausbreitung, die natürlich von ihrer Menge abhängig ist, verschiedenartige Krümmungen der früheren Schalenwände (also der Flußfläche) bestreicht. Bleibt die Krümmung der Flußfläche dagegen auf große Strecken die gleiche, so hat auf diesen Strecken gleicher Krümmung die Menge der ausgeflossenen Sarkode keinen Einfluß auf die Gestalt der Kammern, sondern nur auf die Größe derselben (cf. Van Iterson **07** p. 318).

Figur IX.
Schema, soll die Entstehung der Randwinkelbildung bei periodischem polythalamen Schalenwachstum veranschaulichen. Der primordiale Schalenteil *A*, der kontinuierlich gewachsen ist, entbehrt der Randwinkel, bei dem gekammerten Schalenteil *B* sind sie dagegen vorhanden.

Die genannten Faktoren lassen sich im folgenden Satze zusammenfassen:

D i e z u r K a m m e r b i l d u n g a u s t r e t e n d e S a r k o d e m a s s e w i r d n a c h d e m M i n i m a l f l ä c h e n g e s e t z — einerlei, ob es sich um absolute oder wie hier für uns um

relative Minimalflächen handelt — auf den älteren von ihr berührten Schalenwandteilen stets so vorfließen, daß sie von der Mündung aus denjenigen Ebenen, Krümmungsflächen und winklig zusammenstoßenden Flächen der älteren Schalenwände folgt, auf denen sie am leichtesten, d. h. »unter denkbar geringster Vergrößerung ihrer eigenen Oberfläche« die von ihr geforderten Randwinkel erzeugen und vorschieben kann.

Die Physik lehrt, daß die Größe des Randwinkels von der chemisch physikalischen Natur der berührenden Flüssigkeit und der berührten festen Wand abhängt; da die chemisch physikalische Konstitution der Schalenwände sich im wesentlichen und allgemeinen mit dem Alter der Schalen nicht zu verändern pflegt, so hat das Alter der Schalenwand in der Regel keinen Einfluß auf die Bestimmung der Größe des Randwinkels, dagegen zeigt sich ein solcher Einfluß in der Anomogenität der Sarkode. Da die Sarkode an verschiedenen Stellen verschieden beschaffen ist, so muß sie an den verschiedenen Stellen auch verschieden große Randwinkel bilden; nur ein und derselbe Sarkodeteil bildet bei der jedesmaligen Kammerbildung immer den gleichen Randwinkel von konstanter Größe, ein anderer Sarkodeteil bildet seinen spezifischen konstant großen Randwinkel gleichfalls immer an einer anderen entsprechenden Stelle; nämlich da, wo er sich unter geringstem Oberflächenverbrauch hinschieben kann. So kommt es, daß bei einer polythalamen Schale je nach der Anomogenität der Sarkode sehr verschiedene Arten von Randwinkel vorkommen, und man nicht eine allgemeine Gleichheit der Randwinkel erwarten darf, sondern daß nur »homologe« Randwinkel, d. h. von dem »gleichen« Sarkodeteil bei der jeweiligen Kammerbildung hervorgebrachten Randwinkel einander gleich sind.

Der Randwinkel des Kammeransatzes und seine Messung.

Da sich eine Flüssigkeit fast niemals[1]) in direkt geradlinigen, sondern stets in gekrümmten Flächen einer Wand anlegt, so werden natürlich auch die Schenkel unseres Randwinkels nicht geradlinig gestreckt, sondern mehr oder weniger gekrümmt erscheinen. Die Randwinkel werden demzufolge durch Tangenten bestimmt werden müssen, welche an die berührte ältere Wand einerseits und an die ihr anstoßende Wand der neuen Kammer im Schnittpunkt beider angelegt sind und welche gleichzeitig einer Ebene angehören, die zu derjenigen der beiden Wände senkrecht steht.

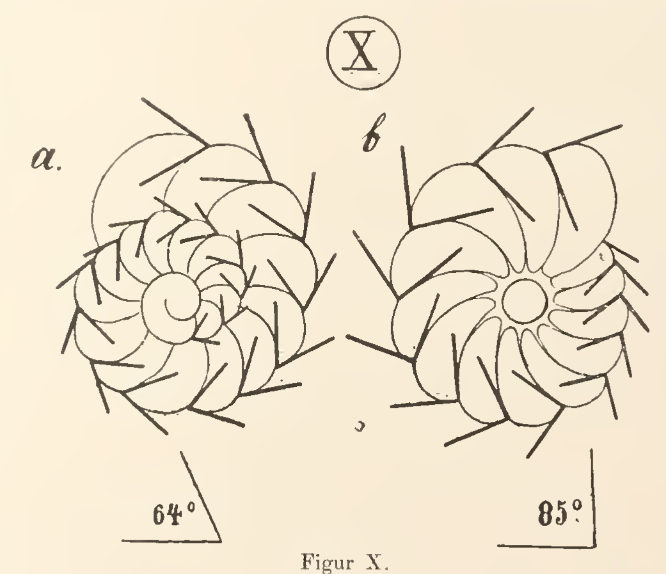
Diese zu den beiden sich schneidenden Wänden senkrecht stehende Ebene, in welcher der Winkel gemessen werden muß, wird bei Untersuchungen unter dem Mikroskop die horizontale optische Ebene des Gesichtsfeldes sein müssen. Man stellt die Schale also so ein, daß die beiden sich schneidenden Wandflächen lotrecht zum Objektträger stehen, und mißt dann den Winkel, den die an die Wände (in dem Schnittpunkte derselben) angelegten, dem horizontalen Gesichtsfeld angehörenden Tangenten miteinander bilden.

Bei den vielen Schalen, bei denen sich die Kammerreihe wie eine gewöhnliche Schneckenschale wendeltreppenartig aufwindet, ist eine derartige Einstellung nur immer für eine Kammer,

[1]) Das würde die Flüssigkeit nur dann können, wenn sie mit der berührten Wand einen Randwinkel von genau 90° bildete, was sehr selten vorkommen dürfte.

nicht wie beispielsweise bei einer planospiral aufgewundenen Kammerreihe für alle Kammern gleichzeitig möglich; die einzelnen Kammern müßten demnach unter stetiger Umstellung der Schale eine nach der anderen geprüft werden, und es ist in solchen Fällen äußerst schwer zu entscheiden, ob der Winkel wirklich innerhalb der richtigen Ebene gemessen worden ist. Da aber in solchen und ähnlichen Fällen der Abfall der Spirale ein gleichmäßiger zu sein pflegt, so bieten sich sehr oft alle Randwinkel in der gleichen Verkürzung dar, und die Gleichheit der gleichverkürzten Winkel zeigt dann auch die Gleichheit der eigentlichen Randwinkel an. Obgleich der gefundene Wert des Winkels nicht der richtige ist, ist er dann doch ebenso charakteristisch und ebenso konstant wie der eigentliche, und da er sich einfacher und vor allem sicherer messen läßt, mag er in Zukunft als »relativer Randwinkel« dem erstgenannten absoluten Randwinkel gegenüber bezeichnet und der Beachtung empfohlen werden.

Aus der Definition des relativen Randwinkels geht hervor, daß sein Wert ein verschiedener sein kann, je nachdem er von der einen oder von der anderen Schalenseite aus gemessen wird. So ist z. B. bei der Abbildung Fig. X der relative Randwinkel der Oberseite (*a*) 64°, der relative Randwinkel der Unterseite (*b*) dagegen 85°, obgleich es sich in beiden Fällen um die Schnittwinkel derselben Kammer handelt.



Figur X.
Rotalia becarii L., von der Dorsal- (*a*) und von der Ventralseite (*b*) aus gesehen; der relative Raudwinkel beträgt auf der ersteren 64°, auf der Ventralseite aber 85°. Nach Fornasini 98, p. 259.

Man wird also bei Angabe von relativen Randwinkeln stets anzugeben haben, von welcher Schalenseite aus er gemessen wurde.

Da unsere Mikroskope auf genaue Winkelmessungen nicht eingerichtet sind, so empfiehlt es sich, die Kammerwände mit dem Zeichenapparat durch genaue Rißzeichnungen der Schalenkonturen zu Papier zu bringen und dann die Winkel zu messen[1]). Derartige Zeichnungen sind bei nötiger Sorgfalt hinreichend genau, um die Identität homologer Randwinkel deutlich hervortreten zu lassen. Man zeichnet sich dann einen Randwinkel auf Pauspapier auf und legt hierauf den Winkel nacheinander auf die homologen Kammerwinkel der aufeinanderfolgenden Kammern auf, um sich durch das Pauspapier hindurch von der Identität des gemessenen Winkels zu überzeugen. Oder man schneidet sich den gefundenen Winkel scharf aus einem Stückchen Zeichenkarton aus, um dann den Kartonwinkel sukzessive den homologen Schalenwinkeln der Zeichnung anzulegen und sich auf diese Weise von der Identität homologer Winkel Gewißheit zu verschaffen.

Eigentlich dürfen immer nur die Tangenten der innersten Wandschichten als die Schenkel der absoluten oder relativen Randwinkel benutzt werden. Bei gleichmäßiger Schalen-

[1]) Noch besseres leistet natürlich eine photographische Aufnahme der Schalen und Ausmessung der Winkel auf der Photographie.

dicke[1]) oder bei gleichmäßiger Wandverdickung an den Berührungsstellen aber prägt sich auch auf dem äußeren Kontur die Gleichheit des Randwinkels naturgemäß aus, und so kommt es, daß auch bei Oberlicht aufgenommene Oberflächenbilder die Gleichheit des Randwinkels, wenn auch nur als »relative äußerliche Randwinkel«, zum Ausdruck bringen können, wie das in schönster Weise durch die bereits vorliegenden Abbildungen früherer guter Beobachter und guter Zeichner gezeigt wird, die leicht nachgesehen und zur Einführung nachgemessen werden können.

Bei allen denjenigen Foraminiferen, die ihre neu angelegten Kammerwände nicht bloß von außen her, sondern auch von innen her durch sekundäre Kalkablagerungen verstärken, läßt sich der eigentliche innere Randwinkel überhaupt nicht mehr direkt bestimmen, weil die sekundär abgelagerten inneren Schalenmassen gar nicht mehr mit dem äußeren Meerwasser in direkte Berührung gekommen sind und der charakteristische Randwinkel, wie aus physikalischen Gründen hervorgeht, nur unter direkter Berührung mit dem fremden Medium »Seewasser« entstehen kann. Solche inneren Schalensubstanzablagerungen kommen auf wenige oder mehrere Spezies zersprengt in allen Ordnungen unserer Schalenträger vor; so bei *Peneroplis* z. B. [cf. Taf. XII Fig. 12 und Winter **07** p. 24]. Sie runden die ursprünglichen Randwinkel, der Oberflächenspannung der Sarkode gehorchend, vollständig aus. Bei den sogenannten (gleichfalls in verschiedenen Gruppen zerstreuten) labyrinthischen Formen wird der ursprüngliche Schalenhohlraum durch regellose Schalensubstanzablagerungen, die dann meist sandiger Natur sind, bis auf unregelmäßig durcheinandergehende Hohlraumsysteme gänzlich verdrängt, so daß erst recht die Messung der inneren eigentlichen Kammerrandwinkel zur Unmöglichkeit wird. Auch bei denjenigen Formen, bei denen die Schalenwandsubstanz bereits während des Hervorquellens der kammerbauenden Sarkode zu erstarren beginnt, kommt natürlich eine Randwinkelbildung nicht zustande; die Kammern werden sich vielmehr mit gerundeteren Formen aneinanderschieben, was später bei der Behandlung von *Rotalia becarii* (L.) und *Trochammina separans* nov. näher ausgeführt werden wird. In den genannten Fällen ist man ganz auf die Messung der relativen äußeren Randwinkel angewiesen, bei *Trochammina separans* nov. (Taf. XXV Fig. 4) fehlen dagegen Randwinkel ganz und gar.

Im übrigen muß gleich hier vor allzu hoch gespannten Erwartungen und Forderungen bezüglich der Winkelgleichheit und Winkelmessungen gewarnt werden. Schon der Umstand, daß die Schenkel der zu messenden Winkel keine geraden, sondern gekrümmte Linien sind, erschwert hier (ebenso wie bei Randwinkelmessungen physikalischer Experimente) eine genaue Messung ungemein, so daß ein Vermessen um ganze Winkelgrade nicht ausgeschlossen ist und eine Winkelangabe auf Bogenminuten etwa von vornherein als eine zwecklose, weil innerhalb nicht zu umgehender Fehlergrenzen liegende, bezeichnet werden müßte; dazu kommt die Schwierigkeit der richtigen, zur Messung notwendigen Schalenorientierung und schließlich das aus dem Bereich der Physik bekannte Schwanken der Randwinkel unter geringfügigen Verunreinigungen oder anderen Bedingungsänderungen, die ja auch den Foraminiferenschalen

[1]) Bei unregelmäßiger Wandverdickung nicht.

zustoßen können. Wir werden daher die Randwinkel nur in ganzen Graden angeben; ihre Gleichheit ist »cum grano salis« zu nehmen[1]).

Das ganze Formengewirr der Foraminiferenschalen läßt sich als das direkte oder indirekte (Sandschalen) Abscheidungsprodukt einer zwar im Inneren nicht einheitlichen, sondern im Inneren anomogen komponierten und anomogen gespannten wabig gebauten Flüssigkeit darstellen, deren Anomogenität bei den verschiedenen Formen eine verschiedene, bei den Individuen ein und derselben Spezies aber eine gleiche oder doch wenigstens sehr ähnliche ist.

3. Welche Wege muß die Sarkode bei der Kammerbildung auf der Flußfläche der Altkammern einschlagen.

Als »Altkammern« bezeichne ich diejenigen Kammern, die vor dem Bildungsprozeß einer neuen Kammer, die ich kurz als »Neukammer« benennen will, bereits fertig ausgebildet waren.

Die zur Kammerneubildung aus der Schalenmündung hervorquellende Sarkode soll nach unseren Erörterungen auf der Flußfläche dahin fließen, wohin sie unter geringsten Oberflächenverbrauch mit ihren Randwinkeln kommen kann. Die Schwerkraft hat auf die Kammerbildung dabei keinen Einfluß (cf. Rhumbler **02** p. 205). Wir haben daher zunächst zu untersuchen, welche Flächen im allgemeinen von der unter bestimmten Randwinkel vorfließenden Sarkode den geringsten Oberflächenzusatz bei ihrer Überströmung beanspruchen.

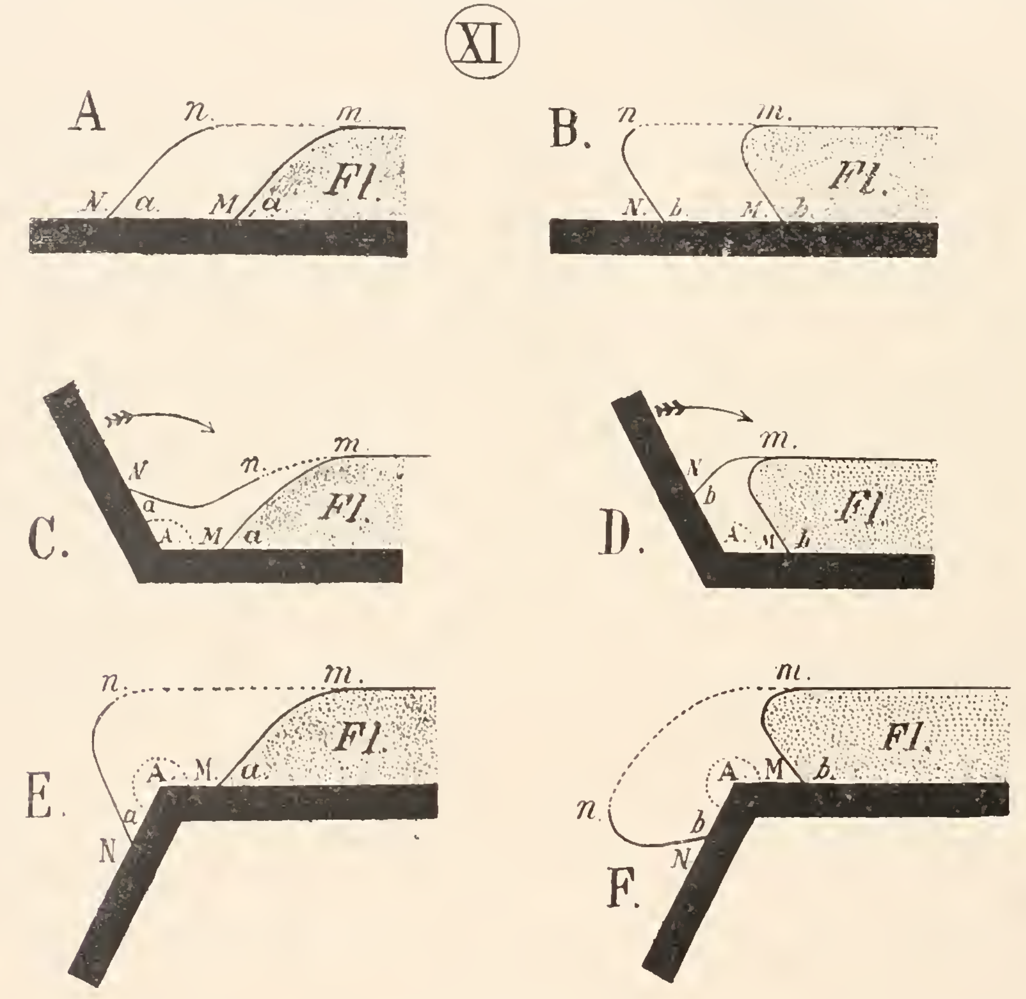
Zur Vereinfachung der nachfolgenden, mit Willen sehr elementar gehaltenen geometrischen Ableitung behandeln wir die Flächen nicht ihrer Häufigkeit und Bedeutung nach, sondern die ebenen Flächen zuerst, dann die winklig aufeinander stoßenden Flächen und schließlich erst die gekrümmten Flächen, deren Verhalten sich leicht von winklig aufeinanderstoßenden Flächen ableiten lassen wird.

Denken wir uns in Fig. XI A und B eine Flüssigkeitsschicht *Fl* von gegebenem Volumen auf einer geraden Ebene mit ihrem Randwinkel voraus hinfließen, so sehen wir, daß bei dem Vorfließen von *M* nach *N* genau soviel Oberfläche, nämlich in dem dargestellten Querschnitt die gestrichelte Strecke *mn* zugelegt werden muß, als der Winkel auf der ebenen Fläche vorrückt ($mn = MN$ in den beiden Figuren A und B), und zwar gilt das für einen spitzen Randwinkel a (Fig. A) ebensowohl wie für einen stumpfen b (Fig. B), also überhaupt für alle Randwinkel, die auf der Ebene vorfließen können, denn Winkel von über 180°, die also noch größer als stumpfe Winkel wären, sind hier nicht denkbar, denn sie müßten ja mit einem ihrer Schenkel durch die Ebene hindurchragen, was natürlich nicht möglich ist. Die ebene Fläche kann auch als aus zwei oder mehreren aufeinanderstoßenden Flächen betrachtet werden, die unter einem Winkel von 180° zusammenstoßen.

[1]) Um an den Figuren der Literatur die Gleichheit der Randwinkel richtig zu würdigen, zeichne man — nachdem ein Vorgehen nach obiger Vorschrift den richtigen Randwinkel ergeben hat — einmal einen um etwa 20° größeren oder kleineren Winkel auf das Pauspapier oder den Kartonausschnitt; es wird dann nicht gelingen diesen falschen Randwinkel an die Wände anzulegen, und man erhält einen Begriff davon, wie stark eine derartige Randwinkelabweichung das ganze Aussehen der Schale verändern müßte.

Wir können also sagen:

1. Satz: Auf einer ebenen Fläche oder auf mehreren Flächen, die mit einem Winkel von 180° aufeinanderstoßen, hat kein Randwinkel vor dem anderen etwas voraus, ein von einer lokalen Anomogenität beanspruchter größerer Randwinkel schreitet ebenso rasch auf der Ebene voran wie jeder kleinere, denn alle brauchen beim Vorwärtskommen gleichviel Oberflächenzulage, d. h. wie auch die Randwinkel beschaffen sein mögen, auf ebener Fläche muß



Figur XI.
Schema, welches den Oberflächenaufwand (mn) illustrieren soll, den ein Flüssigkeitsrand von bestimmter Höhe auf verschieden gestalteten Flußflächen beansprucht, wenn er um dieselbe Strecke (MN) vorwärtskommen soll. Der Oberflächenaufwand (mn) ist sehr verschieden, je nachdem, ob die Flußfläche gerade oder winklig geknickt ist (A = Knickungswinkel) und je nachdem der Randwinkel der Flüssigkeit größer oder kleiner als 90° ist ($a < 90°$; $b > 90°$); Fl = die mit konstanter Höhe vordringende Flüssigkeit. Alles übrige im Text.

die Sarkode von dem Ausströmungszentrum nach allen Seiten hin in gleicher Weise, also in konzentrischen Kreisen bzw. in Anbetracht der vorhandenen Anomogenität in konzentrischen Kurven vorrücken. Das gilt natürlich aber nur so lange, als die Sarkoderänder bei ihrem Vorrücken auf der Ebene nicht auf andere geneigte Wandflächen oder sonstige Hindernisse auftreffen.

Denken wir uns nunmehr aber statt einer ebenen Flußfläche zwei Flächen, die unter einem Winkel zusammenstoßen, der kleiner als 180° ist und den wir der Kürze halber als

Aufstiegwinkel bezeichnen wollen (NB. für die Folge zu merken: Aufstiegwinkel, von den berührten alten Kammerwänden gebildet und stets auf der Meerwasserseite zu messen $< 180^0$), und verschieben wir jetzt wieder bei konstanter Höhe der Flüssigkeit den Scheitelpunkt unseres Randwinkels (a oder b in Fig. C und D) um dieselbe Strecke MN, die wir so legen, daß sie den Winkelpunkt A in die Mitte nimmt, so sehen wir sofort, daß bei diesem Vorrücken über den Scheitelpunkt A hinaus jetzt weniger Flüssigkeitsoberfläche zugelegt werden muß, als zur Beförderung des Randwinkels auf der ebenen Fläche (Fig. A und B) notwendig war, also auch in Summa weniger Oberfläche erzeugt zu werden braucht als vorhin auf der geraden Ebene. Ein Vergleich von Fig. C und D zeigt, daß bei dem stumpfen Randwinkel b noch eine viel größere Oberflächenersparnis als bei dem spitzen Randwinkel a eintreten würde, denn in Figur D ist eine Oberflächenzunahme überhaupt nicht erfolgt (die gestrichelte Strecke mn fehlt), es ist sogar Oberfläche einkassiert worden, denn $mN < mM$. Denkt man sich nunmehr den Aufstiegwinkel A durch Drehung seines einen Schenkels in der Richtung der Pfeile (Fig. C und D) kleiner werden, so zeigt sich klar, daß sich die gedrehten Schenkel immer mehr der Flüssigkeitsoberfläche, nach m hin, zubeugen, je mehr der Winkelschenkel in der Richtung des Pfeils vorrückt, daß die Flüssigkeitsoberfläche also um so weniger Flächenzulage gebraucht, um den Randwinkel um die Strecke MN vorzuschieben, je kleiner der Aufstiegwinkel A ist.

Wir fassen unsere Erörterungen in den Satz zusammen:

2. Satz: Ein Flüssigkeitsrand (Sarkoderand) steigt mit seinem Randwinkel an einem Aufstieg leichter (weil unter geringerem Oberflächenaufwand) empor, als er sich auf einer Ebene ausbreitet, und zwar um so leichter, je kleiner der Aufstiegwinkel (A) und je größer der Randwinkel (a oder b) ist.

Wir denken uns jetzt zwei aneinanderstoßende Wände, die unter einem Winkel aufeinander treffen, der größer als 180^0 ist (Fig. E und F A), ihr Schnittwinkel soll als »Absturzwinkel« bezeichnet werden (NB. für die Folge zu merken: Absturzwinkel, von den berührten alten Kammerwänden gebildet und stets auf der Meerwasserseite, nicht vom Kammerhohlraum her zu messen, $> 180^0$). Jetzt wird in Figur E zum Überpassieren des spitzen Randwinkels a von M nach N über den Scheitelpunkt A des Absturzwinkels die Streckenzulage mn erforderlich, die deutlich größer ist als die Strecke mn in Fig. A und noch weit größer als die gleich benannte Strecke in Fig. C. In noch höherem Maße ist das der Fall bei dem Vorwärtspassieren des stumpfen Randwinkels b in Fig. F; auch hier ist mn erheblich größer als die gleichnamige Strecke in Fig. B und weit größer als in Fig. D, wo sie ja ganz weggefallen, also $= 0$ geworden war.

Wir konstatieren weiter, daß der stumpfe Randwinkel b bei seiner Überführung nach N mehr Oberflächenzusatz verbraucht hat als der spitze Randwinkel a in Fig. E, denn mn in Fig. F ist größer als mn in Fig. E.

Denken wir uns nun auch hier wieder den Absturzwinkel A durch Drehung seines unteren Schenkels nach rechts hin weiter vergrößert, so sehen wir, daß sich der gedrehte Schenkel um so weiter von der Stelle m der Flüssigkeitsoberfläche abwendet, je weiter er gedreht wird, also wären dementsprechend auch stets größere gestrichelte Einsatzstücke mn nötig, um den

gleichen Randwinkel um die gleiche Strecke über A hinaus zu transportieren, d. h. je größer der Absturzwinkel ist, desto schwerer wird ein Flüssigkeitsrand über ihn hinüberkommen.

Wir können also unsere bei dem Absturzwinkel gemachten Erfahrungen in folgenden Satz zusammenfassen:

3. Satz: Ein Flüssigkeitsrand (Sarkoderand), fließt über eine Absturzkante schwerer (weil mit größerem Oberflächenaufwand) hinüber, als er sich auf einer ebenen Fläche ausbreitet und noch viel schwerer, als er an einem Aufstieg hochsteigt, er überwindet bei sonst gleichen Verhältnissen die Absturzkante um so schwerer, je größer der Randwinkel und je größer der Absturzwinkel ist.

Eine leicht verständliche Umkehr des 3. Satzes lautet:

4. Satz: Ein Flüssigkeitsrand breitet sich am leichtesten an Aufstiegflächen aus, leichter als auf geraden Ebenen und viel leichter als auf Absturzflächen. Absturzflächen werden um so schwerer von einem Flüssigkeitsrand überwunden, je größer der Absturzwinkel ist.

Man kann weiterhin aus Satz 1—4 noch folgende Zusammenfassungen ausziehen:

5. Satz: Ein Flüssigkeitsrand breitet sich auf winklig aneinanderstoßenden Ebenen unter sonst gleichen Umständen um so leichter (d. i. mit um so geringerer Oberflächenzulage) aus, je kleiner die Schnittwinkel der betreffenden Ebenen sind. Ebene Flächen reihen sich dabei mit einem Schnittwinkel von 180° in die Mitte der Stufenfolge der sich wirklich schneidenden Ebenen (von weniger und mehr als 180° Schnittwinkeln) ein.

Ferner 6. Satz: Ist der Schnittwinkel der berührten Ebenen kleiner als 180°, also ein Aufstiegwinkel in unserem Sinne, so dringt ein Randwinkel auf der aufsteigenden Fläche um so leichter vor, je größer der Randwinkel ist.

7. Satz: Ist dagegen der Schnittwinkel der berührten Ebenen größer als 180°, also ein Absturzwinkel nach unserer Nomenklatur, so dringt ein Randwinkel auf der Absturzfläche um so leichter vor, je kleiner der Randwinkel ist.

Ehe wir diese aus dem Minimalflächengesetz hervorgegangenen Ableitungen auf die Foraminiferenschale zur Anwendung bringen, haben wir uns daran zu erinnern, daß die Schalenwände keine ebenen Flächen darstellen, wie wir sie in Fig. XI im Durchschnitt gezeichnet haben, sondern daß die Wände der Foraminiferenschalen als von Flüssigkeiten gebildete Minimalflächen (wenn schon nur in relativem Sinne) durchweg gekrümmt sind.

Die für uns also in Betracht kommenden »gekrümmten« Flächen lassen sich aber in bekannter Weise als aus einer außerordentlich großen Zahl von ebenen Elementarflächen zusammengesetzt denken, die sich winklig aneinander lagern. Für jede dieser winklig aneinandergelagerten Elementarflächen würde dann dasselbe gelten, was wir seither für sich schneidende ebene Flächen auseinandergesetzt haben.

Wir würden dann eine nach außen gebogene, konvexe Fläche als eine aus unendlich vielen und unendlich kleinen Absturzflächen zusammengesetzte, eine nach innen gekrümmte, d. h. konkave Fläche aber als aus unendlich vielen und kleinen Aufstiegflächen zusammengesetzt zu denken haben und daraus ohne weiteres den Satz erhalten:

8. Satz. Ein Flüssigkeitsrand läßt sich bei gleichem Randwinkel auf einer gekrümmten Fläche um so schwerer ausbreiten, je stärker konvex die Krümmung, und um so leichter, je konkaver die Krümmung der Fläche ist. Ebene Flächen lassen sich leichter überfließen als konvexe und schwerer als konkave Flächen.

Da in der Physik als Maß für die Krümmungen von Flächen die Krümmungsradien gebräuchlich sind, so würden wir zu folgender Fassung gelangen.

9. Satz. Der Randwinkel eines Flüssigkeitsrandes läßt sich um so schwerer auf einer konvex gekrümmten Fläche vorschieben, je kleiner der Krümmungsradius der konvexen Fläche ist, und desto leichter natürlich, je größer der Krümmungsradius der Fläche an der Stelle ist, wohin der Flüssigkeitsrand vordringen soll. Auf einer konkaven Krümmung läßt sich der Randwinkel einer Flüssigkeit um so leichter verschieben, je kleiner der Krümmungsradius der Konkavität ist, mit der der Flüssigkeitsrand in Berührung tritt, und um so schwerer, je größer der Krümmungsradius der Konkavität ist.

10. Satz. Der Randwinkel eines Flüssigkeitsrandes läßt sich um so leichter auf einer konvex gekrümmten Fläche vorschieben, je kleiner der Randwinkel der Flüssigkeit, und um so schwerer, je größer der Randwinkel der Flüssigkeit ist.

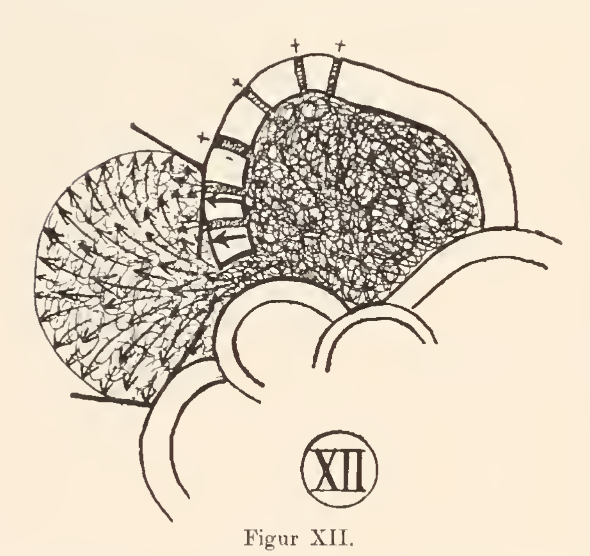
4. Verhalten der Wandporen bei der Bildung der Neukammern.

Während bei imperforaten Formen sich für das Ausfließen der kammerbauenden Sarkode nur eine mögliche Ausflußöffnung, die Endmündung, bietet, könnte man denken, daß bei perforaten Schalen die Sarkode beim Neubau der Kammern ebensogut auch aus den Wandporen müsse ausfließen können, und daß in diesem empirisch vorliegenden Verzicht auf ein derartiges die Wandporen durchsetzendes Ausfließen eine willenmäßige nicht unter physikalischem Zwang sich abspielende Handlung der bauenden Sarkode gegeben sei. Die Sache erklärt sich aber physikalisch sehr einfach. Die Poren in der Wandung sind normalerweise viel enger als die Mündungen; sie wirken durch ihre geringe Weite wie Kapillarröhren, in denen man bekanntlich um so höhere Flüssigkeitssäulen der Erdschwere entgegen, auch wenn das eine offene Ende der Kapillarröhre direkt nach unten gewendet ist[1]), festhalten kann, je enger die Kapillarröhre ist. Auf unseren Fall exemplifiziert, kann man ganz allgemein sagen, daß kapillare Öffnungen eine Flüssigkeit um so energischer von dem Ausfließen zurückhalten, je enger sie sind. Unter dem ganz allmählich sich steigernden Quellungsdruck der zum Kammerbau ausfließenden Sarkode wird die weit größere Mündung der drückenden Sarkode viel leichteren Austritt gewähren als die viel engeren Wandporen, und ein »anfängliches« Ausfließen auch aus den letzteren wäre unter gewöhnlichen Umständen nur dann zu erwarten, wenn die Sarkode rascher aufquellen würde, als sie durch die Mündung infolge ihrer Reibung etwa durchzutreten vermöchte. Da das Aufquellen aber erfahrungsgemäß sehr langsam vor sich zu gehen pflegt, findet in den weitaus meisten Fällen ein anfängliches Durchfließen durch die Wandporen nicht statt. Es

[1]) Also selbst, wenn, wie dies bei solcher Haltung geschieht, das Ausfließen besonders leicht erfolgen müßte, da ja bei dieser Haltung das ganze Gewicht der Wassersäule drückt; bei schräger Haltung würde nur die Vertikalhöhe des Wasserstandes in der Kapillarröhre in Rechnung zu stellen sein.

stellt sich unter besonderen Umständen allerdings aber nur dann ein, wenn die ursprüngliche Schalenmündung mehr oder weniger zurückgebildet wird und dafür stark vergrößerte Wandporen (= Poralmündungen) in der Wand auftreten, wie das bei den Tinoporinen der Fall ist, oder wenn sich neben der gewöhnlichen Kammermündung, die in ursprünglicher Ausdehnung persistiert, sogenannte akzessorische Mündungen ausbilden, die im Verlauf der Kammerfolge den gleichen Umfang annehmen wie die ursprüngliche eigentliche Kammermündung (cf. *Globigerina helicina* d'Orb.). Es hat dann keine Öffnung vor der anderen an Weite etwas voraus, und durch jede tritt beim Kammerbau die Sarkode hervor, um eventuell[1]) über jeder der gleichgroßen Öffnungen eine Kammer zu bauen. Die vorher einfachen Kammeraufbauten [Kammer nach Kammer] können durch derartige Vorgänge zu »multiplen« Kammeraufbauten [mehrere Kammern gleichzeitig] werden. Die Schale zeigt unter solchen Umständen ihre Endkammern in mehr oder weniger unregelmäßigen Haufen, da durch die unstete Lagerung der akzessorischen Mündungen ganz verschiedenartig gestaltete Flußflächen zur Benutzung gelangen und wir erhalten Verhältnisse, wie sie uns bei dem »acervulinen« Schalentypus entgegentreten werden.

Wenn wir aus physikalischen Gründen den Mündungen und ihren Stellvertretern, den Poralmündungen oder den akzessorischen Mündungen als Öffnungen von größerem Durchmesser Alleinherrschaft beim anfänglichen Ausfließen der kammerbauenden Sarkode zuerkennen mußten, so ist doch der Zusatz notwendig, daß diese Alleinherrschaft der großen Öffnungen für die Dauer des Kammerbildungsprozesses bei den perforaten Formen keine andauernde unbedingte sein wird, denn, wie sich ohne weiteres einsehen läßt, muß die durch die Kapillarität der »engeren« Poren verursachte »Zurückhaltung der Sarkode« aufhören, sobald sich die aus der Mündung auf den maßgebenden Flußflächen vorfließende kammerbauende Sarkode von außen her über die äußeren Kapillarmündungen der engeren Poren hinüberschiebt; denn alsdann wird die Grenzfläche Sarkode-Meerwasser, die durch ihren Oberflächendruck seither das Ausfließen der Sarkode verhindert hat, an der äußeren Kapillarmündung ganz beseitigt und die Kapillare wird jetzt zu einem einfachen Verbindungskanal zwischen der äußeren kammerbauenden Sarkode und der im Schalenhohlraum zurückgebliebenen übrigen Sarkode, durch den nach Maßgabe größerer oder geringerer Reibung — also je nach der



Figur XII.
Schema, die kammerbauende Sarkode hat zwei Porenkanäle überflossen, die hiernach Sarkode ihr zufließen lassen (cf. die dicken Pfeile); vier Poren (†) sind noch nicht überflossen und lassen daher keine Sarkode ausfließen.

[1]) Nämlich dann, wenn die betreffenden gleichgroßen Öffnungen nicht so dicht oder durch so besonders günstige Flußflächen verknüpft beieinanderliegen, daß die mehreren Orts ausgetretenen Sarkodeteile vor der Abscheidung der Schalenhaut miteinander verschmelzen.

geringeren oder größeren Weite der Poren und je nach der größeren oder geringeren Zähflüssigkeit der Sarkode selbst — eine geringere oder größere Sarkodemenge unter dem Quellungsdruck vom Schaleninnern aus nach der äußeren kammerbauenden Sarkode hin hindurchfließen muß. Die aus der Hauptmündung hervorgetretene kammerbauende Sarkode eröffnet sich also beim Überfließen der Wandporen neue Quellen eines Sarkodezuschusses, der unter gewöhnlichen Umständen angesichts der Kleinheit der Poren kaum sehr bedeutend sein wird[1]), bei größeren Poren und relativ dünnflüssiger Beschaffenheit der Sarkode aber wohl doch als ziemlich erheblich angenommen werden darf (Textfig. XII).

Wie es aber auch quantitativ mit diesem ermöglichten Zuschuß im Einzelfalle bestellt sein mag, die Lagerung der Hauptmündung beim Ausfluß der kammerbauenden Sarkode geht hierdurch ihrer determinierenden Bedeutung nicht verlustig, nur die in der Zeiteinheit vorquellende Sarkodemenge wird günstigen Falles durch den Zuschuß von den Poren her erhöht; aber keine Pore läßt selbsttätig Sarkode auf die Flußfläche ausfließen, ehe nicht die aus der Hauptmündung vorgeflossene kammerbauende Sarkode, die also die Bestimmung über die zu befließenden Flußflächen behält, sie durch Überdeckung erschlossen hat. Unter normalen Umständen braucht man demnach bei der Mechanik des Kammerbaues auf die Verteilung der engeren Wandporen keinerlei besondere Rücksicht zu nehmen.

Immerhin mag hier Erwähnung finden, daß bei vielen Spezies oder Individuen eine Perforation derjenigen Wandflächen, die beim späteren Kammerbau als Flußflächen in Frage kommen (= prospektive Flußflächen), vermieden zu werden scheint; die Perforation ist dann im Gebiet der prospektiven Flußflächen rarifiziert oder gänzlich beseitigt.

In sehr vielen Fällen fehlen nämlich in der Nähe der Hauptmündung, also da, wo die kammerbauende Sarkode zunächst hinzufließen pflegt, die Wandporen mehr oder weniger ganz, so daß die Hauptmündung dann in einem porenlosen Felde[2]) eingelagert liegt.

Vom Zweckmäßigkeitsstandpunkt aus, also selektionistisch läßt sich dies Verhalten leicht verstehen; die Poren, welche die Wandfestigkeit ja immer etwas beeinträchtigen müssen, können hier wegbleiben, weil das aus der Mündung vortretende Plasma die ganze Umgebung der Mündung genügend mit Pseudopodien beschicken kann, so daß hier die weitere Beihilfe von noch anderen Auslaßöffnungen, in Gestalt von Poren, entbehrt werden kann. Auch entwicklungs-

[1]) Das aus einer kapillaren Röhre ausfließende Volumen ist dem die Flüssigkeit treibenden Drucke, der Zeit und der »vierten Potenz« des Radius der Röhre direkt; der Länge der Röhre und der inneren Reibungskonstante der Flüssigkeit umgekehrt proportional. Eine Pore, die halb so groß als eine Mündung wäre, würde also in der gleichen Zeit bei gleichen Bedingungen nur $^{1}/_{16}$ des Sarkodequantums der größeren Mündung ausfließen lassen.

[2]) Dieses Verhalten läßt sich beispielsweise bei nachstehenden Figuren unserer Tafeln erkennen: Fig. 18 Taf. XVI *Bolivina beyrichi* Reuß, wo die vorderen Flächen der Kammerwände und mit ihnen auch die Mündungswand keine Poren besitzen, wie sich namentlich an den Kammern des hinteren, älteren Schalenteiles deutlich erkennen läßt; ferner Fig. 2 Taf. XVII (*Bolivina hirsuta* nov.), bei der nur die nach hinten gerichteten Wandteile Poren tragen; ferner Fig. 5 Taf. XVII, *Bolivina nobilis* Hantken; ferner Fig. 1—2 Taf. XVIII, *Virgulina subdepressa* Brady; ferner Fig. 19 Taf. XXIII, *Polymorphina angusta* Egger, u. a. m. — In Bradys Challenger-Report zeigen nachfolgende Figuren das gleiche Verhalten an, f. 5 t. 91 *Discorbina allomorphinoides*; — ferner f. 6 t. 94 *Truncatulina rostrata* Brady; — f. 7c t. 95 *Truncatulina haidingeri* (d'Orb.); — f. 1c t. 97 *Anomalina coronata* Parker et Jones; — f. 7c t. 97 *Anomalina polymorpha* Costa; — f. 8b t. 109 *Nonionina umbilicatula* (Montagu); — f. 10b, 11 t. 109 *Nonionina pompiloides* (Fichtel et Mol.).

mechanisch wird man sich die weitverbreitete Porenlosigkeit in der Nachbarschaft der Mündung leicht dadurch erklären können, daß das die Pseudopodien ausspinnende Plasma, das wahrscheinlich doch auch die Mündung und die Wandporen in der Neukammer zur Anlage bringt, quantitativ so stark an der Mündung zusammengezogen ist, daß für die nächste Umgebung kein solches Plasma mehr zur Verfügung steht, und deshalb die nächste Umgebung der Mündung eben porenlos bleibt. Hiermit halte ich aber die Sache noch nicht für erledigt. In einzelnen Fällen drängt sich nämlich die Überzeugung auf, daß nicht nur die Umgebung der Mündung porenlos ist, sondern all diejenigen Wandflächen porenlos oder porenarm gehalten werden, die bei der Bildung einer Neukammer als Flußflächen für die kammerbauende Sarkode in Frage kommen (= prospektive Flußflächen). Man beachte z. B. die auf Taf. XXIII Fig. 28 abgebildete *Uvigerina tenuistriata* Reuß, welche auf der in der Figur rechtsliegenden Seite von der Mündung ab, bis in die hinterwärtige Septalfurche hinein keine Poren trägt, das ist aber zugleich die Flußfläche für die nächste Kammerbildung; oder man beachte die Porenlagerung, wie sie sich auf jugendlichen Globigerinen findet. Hier liegen die Poren reihenweise so geordnet, daß sie geflissentlich der seitlichen und ventralen Wandfläche, auf denen spätere Kammern zur Anlage kommen, fehlen[1]). Man könnte in solchen Fällen geradezu daran denken, daß die Perforation der Flußfläche vermieden sei, um den Sarkodezufluß aus den Poren während des Aufbaues einer Neukammer abzudämmen und diesen Neubau ganz der aus der Hauptmündung hervorfließenden Sarkode zu überlassen — vielleicht, weil die Zuschußströmungen aus den von der kammerbauenden Sarkode überflossenen Poren die innere Anordnung der kammerbauenden Sarkode verschieben könnten[2]). — Um ein gemeingültiges Gesetz handelt es sich hierbei aber auf keinen Fall, denn es gibt mindestens ebensoviel Beispiele, in denen sich eine besondere Porenarmut oder Porenlosigkeit auf der prospektiven Flußfläche nicht findet.

[1]) Cf. Taf. XXXII Fig. 2, 3.

[2]) Auch muß hier vom selektionistischen Standpunkte aus erwähnt werden, daß die Poren, die abseits der prospektiven Flußflächen liegen, auch später, wenn die Flußflächen zu Kammeranlagen benutzt worden sind, ihre freie Kommunikation nach dem Meerwasser behalten; während Poren, die auf der prospektiven Flußfläche lägen, ihre Kommunikation mit der Außenwelt durch die übergelagerteu späteren Kammern eiubüßen müßten. Sofern deshalb eiue große Anzahl von Kommunikationsöffnungen für den Schalenträger vom Vorteil ist, erscheint es zweckmäßiger, die Poren derart anzulegen, daß sie späterhin nicht von der Außenwelt wieder abgeschnitten werden, d. h. also außerhalb der prospektiven Flußfläche, nicht aber auf derselben.

Die verschiedenen Schalentypen.

Die vorstehenden mechanischen Erörterungen reichen zwar aus, den Aufbau der Foraminiferenschale im Einzelfalle physikalisch zu erklären [1]), nichtsdestoweniger sollen zur weiteren Klärung die einzelnen Strukturtypen, die sich aus dem Formenwirrsal polythalamer Foraminiferenschalen als Haupttypen herausheben lassen, noch etwas eingehender besprochen werden.

Man kann im ganzen fünf solcher Haupttypen unterscheiden, die aber nicht immer auf bestimmte Familien verteilt zu sein brauchen; es sind nachfolgende: 1. der Perlschnur oder nodosaroide Schalentypus mit geradegestreckter perlschnurförmiger Kammeranordnung; 2. der Spiraltypus mit spiraler Einrollung; 3. der Kreisformtypus oder zyklische Schalentypus mit kreisförmigen Endkammern; 4. der mehrreihige oder Textulinidentypus mit scheinbar mehrreihiger Kammeranordnung und 5. der Haufen oder Acervulinentypus mit unregelmäßig zusammengehäuften Endkammern.

1. Nodosaroider Typus.

Der nodosaroide Schalentypus ist in der, aus der unvollständigen Segmentierung mehr oder weniger geradegestreckter Röhren hervorgegangen, mehr oder weniger geradlinigen Anordnung der aufeinanderfolgenden Kammern gegeben. Die Kammern schließen sich wie die Perlen einer Perlenkette aneinander, ohne daß jedoch die Kammern immer kuglig wie Perlen zu sein brauchten. Der Typus ist also durch die einreihige Hintereinanderordnung seiner Kammern charakterisiert, die keinerlei Aufwindung erfährt. Er besitzt sowohl unter den sandschaligen als unter perforierten Kalkschalern zahlreiche Vertreter. Unter den Sandschalern ist die nodosaroide Kammeranordnung für die *Nodosamminiden* typisch, unter den kalkschalig perforierten für die Unterfamilie *Nodosarinae* der feinporösen Nodosaridenfamilie.

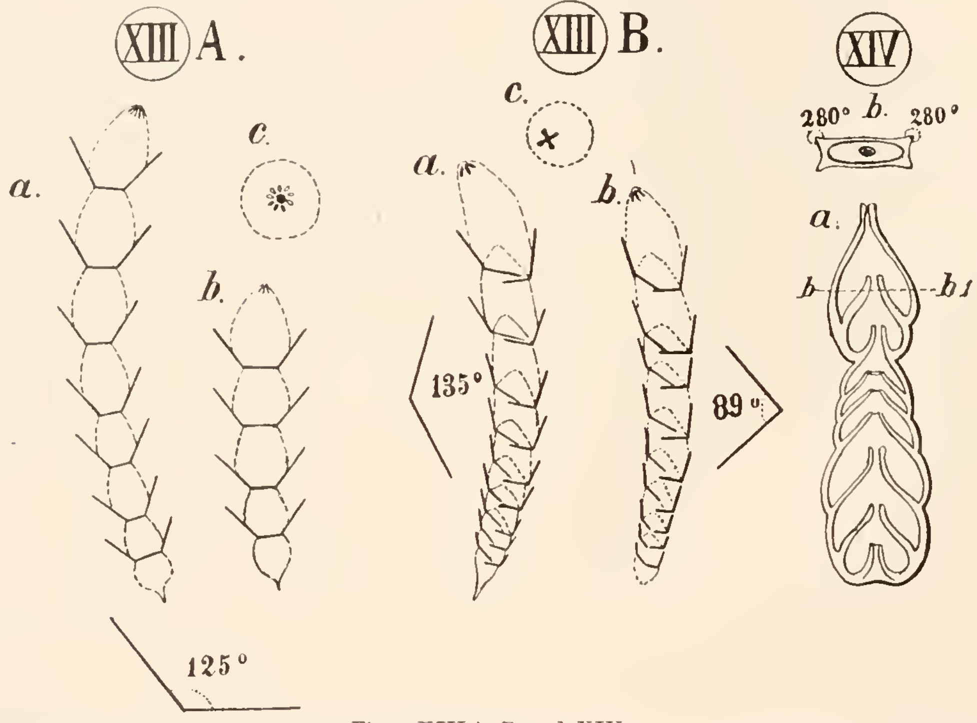
Die Form der Schalen kann in mannigfacher Weise verschieden sein, erstens: je nach dem, ob die Mündungsachse [2]) geradlinig gestreckt oder irgendwie gebogen ist, zweitens: je nach der Gestalt der einzelnen Kammern, die bald kuglig, bald langgestreckt, bald zylindrisch, bald birnförmig oder direkt flaschenförmig ist, drittens: je nach dem Grade, bis zu welchem die einzelnen Kammern ihre Vorgängerinnen berühren oder bis zu welchem sie dieselben umfassen.

[1]) Diese Erklärungsmöglichkeit gilt auch für Regenerationen der Schale und für die sogenannten Doppelmonstra, sie gilt kurzweg für alle Fälle (cf. Rhumbler 02).

[2]) »Mündungsachse« = diejenige Linie, die man sich von Kammer zu Kammer durch die sukzedierenden Mündungen hindurch gelegt denkt.

Ist die Schale geradlinig gestreckt, so ergibt sich nur eine Art von Randwinkel; läßt man die Schale um ihre Längsachse rotieren und mißt man nach verschieden langer Rotation die Randwinkel, so zeigt sich, daß die Randwinkel immer denselben Wert beibehalten.

Anders beim krummachsigen *Nodosaria*-Typus, bei welchem die Mündungsachse eine mehr oder weniger gekrümmte Linie darstellt; hier lassen sich zwei Unterfälle unterscheiden. a) Hält sich nämlich die Schalenachse trotz ihrer Krümmung im Zentrum sämtlicher Kammerquerschnitte (Fig. XIII A), so bleiben auch die Randwinkel rings um die Wandansatzstellen herum alle gleich, wie Fig. XIII zeigen soll. b) Läuft dagegen die Mündungsachse exzentrisch durch



Figur XIII A, B und XIV.

Fig. XIII A. *Nodosaria soluta* Reuß. Die Mündungsachse verläuft, wie man aus der Scheitelansicht (*c*) erkennen kann (Mündung zentral), durch die Mitte der Kammerquerschnitte; trotz der Krümmung der Schale bleiben deshalb die Randwinkel alle gleich (125° rel. ext.); Umrisse nach Brady (**84**; t. 62 f. 13—15); Vergr.: 10 : 1.

Fig. XIII B. *Nodosaria communis* d'Orb. Die Mündungsachse verläuft, wie die Scheitelansicht (*c*) zeigt, exzentrisch durch die Kammerquerschnitte; hier sind deshalb bloß die homologen Randwinkel einander gleich; die in der Figur links gelegenen größeren Randwinkel (135° rel. ext.) liegen der Mündungsachse zunächst; die in der Figur rechtsseitig liegenden kleineren Randwinkel (89° rel. ext.) sind von der Mündungsachse am weitesten entfernt; Umrisse nach Brady (**84**; t. 62 f. 19—20); Vergr.: 40 : 1.

Fig. XIV. *Frondicularia compta* Brady. Eine stark abgeplattete Foraminifere, deren seitlicher Abfallwinkel, wie der ideelle (bei $b b_1$ geführt gedachte) Querschnitt *b* zeigen soll, über 280° beträgt; Vergr.: 50 : 1.

die Kammerquerschnitte hindurch, dann sind nur die homologen Randwinkel einander gleich, und zwar liegt der größte Randwinkel in nächster Nähe der Mündungsachse, der kleinste am weitesten entfernt von ihr, wenn die gekrümmte Mündungsachse in der Ebene des Gesichtsfeldes liegt (Fig. XIII B).

Das Verbleiben des größten Randwinkels in nächster Nähe der Mündungsachse, das auch für die übrigen Schalentypen gilt, erklärt sich einfach daraus, daß auf einer konvex gekrümmten Flußfläche, die wir als aus lauter elementaren Absturzflächen zusammengesetzt auffassen können,

ein Randwinkel um so schwerer vorrückt, je größer er ist [folgt aus Satz 10 (p. 63)]. Der von der Sarkode geforderte größte Randwinkel kann sich von der Mündung nicht fortbewegen. Da die übrigen kleineren Randwinkel zu ihrer Verschiebung weniger Oberflächenzuschuß beanspruchen, laufen die kleineren Randwinkel am Sarkoderand allerwegen voraus.

Der größere Randwinkel hat seinen Ursprung jedenfalls in der spezifischen Beschaffenheit des Mündungsplasmas, das bei den Foraminiferen allgemein zäher und konsistenter als das übrige Körperplasma sein dürfte. Nach den Erfahrungen der Physik wird der Randwinkel einer Flüssigkeit zu einer festen Wand um so größer, je schlechter die Flüssigkeit die Wand benetzt, oder was dasselbe heißt, je größer die Kohäsion der Flüssigkeit und je geringer ihre Adhäsion zur festen Wand ist.

Die Kammergestalt wird durch die Anomogenität der Sarkode mit ihren gleichen oder verschiedenartigen Randwinkeln und durch die Gestalt der Flußfläche bestimmt. Über die Kanten einer abgeplatteten Schale fließt z. B. die Sarkode normalerweise[1]) niemals auf die abgeplatteten Seiten während der Kammerbildung hinüber. Ist also die Embryonalkammer durch innere Spannungsanomogenität abgeplattet, so sind es auch die späteren Kammern.

Das begreift sich leicht, denn die seitliche Abplattung muß die Schale mit einem seitlichen Absturzwinkel versehen, der einer Größe von 270° nahekommt oder sie überbietet, wie Fig. XIV zeigen soll. Nach Satz 3 breitet sich aber ein Flüssigkeitsrand auf einer Flußfläche am allerschwersten über eine Absturzkante aus, und zwar um so schwerer, je größer der Absturzwinkel ist, so lange also noch Schalenwandstücke vorhanden sind, die sich unter kleinerem Winkel oder entsprechend geringerer Konvexität oder gar in konkaver Form an die bereits überflossenen Wandstrecken anschließen, muß die kammerbildende Sarkode die Seitenflächen frei lassen. Die Größe der Absturzwinkel erhält die Abplattung bis zu Ende aufrecht, nachdem sie an der Embryonalkammer oder einer der folgenden Erstlingskammern durch anomogene Spannung oder sekundäre Schalenablagerung einmal erzeugt ist.

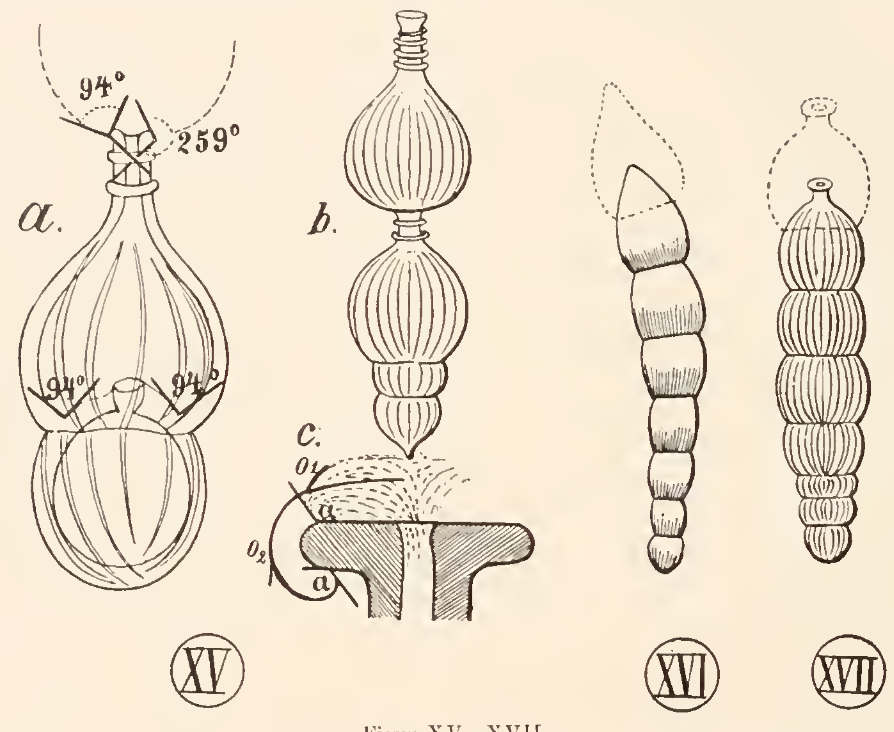
Bei denjenigen Nodosarien, die eine zylindrische Gestalt haben, ähnlich der Taf. XX Fig. 8 und 9 abgebildeten *Nodosaria*, ist der Abfallwinkel von der Endfläche aus, auf welcher die Sarkode austritt, nach allen Seiten hin sehr groß, auch annähernd 270°, die Sarkode fließt daher auf die seitlichen Wände nicht über, sondern bäumt sich auf der schmalen Endfläche auf, so daß unter Langstreckung der Kammer die zylindrische Form gewahrt bleibt.

Ähnliches gilt für diejenigen Nodosarien, die auf einem Kammerhals ein umwulstetes Mundstück tragen, bei einem solchen Wulstrande ist der Absturz oft noch größer als 270°, so daß es der Sarkode schwer wird, einen solchen Wulst zu überwinden, und sich darum die neue flaschenförmige Kammer nicht über den Hals der voraufgehenden zurückschiebt (Fig. XV). Oft ist in solchen Fällen eine Reihe von Wülsten auf dem Schalenhals angebracht, welcher jeder dann als eine besondere Stauwehr gegen das Rückfließen der Sarkode andämmen muß (Fig. XV a, b).

[1]) Nur bei Störungen von außen sind derartige, dann gewaltsame, Verschiebungen denkbar (cf. Rhumbler 02, p. 233 f. 63a u. b).

Bei solchen Nodosarien dagegen, bei welchen die Mündung auf einem weniger steilen Kegel ohne Mündungswulst gelegen ist, greifen die späteren Kammern offenbar leichter auf die früheren Schalenteile zurück, z. B. bei *Nodosaria soluta* Reuß (Textfig. XVI).

Im übrigen gilt das von den Nodosarien gesagte nur im großen und ganzen und hat nicht den Vollwert unserer übrigen Zusammenstellungen, weil hier der Sarkode keine Auswahl von verschiedenen Flächen bei ihrem Wege aus der Mündung heraus zu Gebote steht, sondern weil nach rückwärts nach allen Seiten hin (d. h. in radiärer Richtung um die Mündung herum)



Figur XV—XVII.

Fig. XV. Zwei Foraminiferen aus der Gruppe der *Nodosaria scalaris* (Batsch). a Ein jugendliches zweikammeriges Exemplar. Der Absturzwinkel am Mündungsrand beträgt 259°; der Randwinkel 94°; Vergr.: 200 : 1. b Ein älteres Exemplar, man sieht, daß die kammerbildende Sarkode bei Anlage der Endkammer nicht über die Halswülste nach hinten zurückgeflossen ist; Vergr.: 60 : 1. (a = Kanadabalsampräparat in durchfallendem Licht, b = freie Schale bei auffallendem Licht.) c = Schema, welches zeigen soll, daß ein unter beliebigem Randwinkel a vordringendes Sarkodevolumen viel weniger Oberfläche erzeugen muß, wenn es sich über einem Mündungswulst aufschichtet, als wenn es denselben überfließt. Im ersten Falle erzeugt es bloß die zwischen a und c gelegene Oberflächenstrecke O_1, im zweiten Falle müßte es das viel größere Oberflächenstück O_2 neu erzeugen. Die dunkle Schraffierung gibt den Mündungshals im Durchschnitt.

Fig. XVI. *Nodosaria soluta* Reuß (gestreifte Varietät) mit allmählich konisch zugespitzter Mündungspartie, infolge deren die kammerbildende Sarkode ein größeres Stück auf die vorhergehende Kammer zurückfließt; Vergr.: 20 : 1.

Fig. XVII. *Nodosaria perversa* Schw. (nach Brady **84** t. 64 f. 26). Die hinzugedachte Endkammer ist punktiert. Die Sarkode scheint hier trotz des Mündungswulstes über den Mündungshals auf die vorausgehende Kammerwand zurückzufließen (leider kenne ich die Form aus eigner Erfahrung nicht); Vergr.: 40 : 1.

nur gleich geneigte Absturzflächen vorhanden sind, von denen nur empirisch festgestellt werden kann, ob sie überwunden werden oder nicht; das hängt aber begreiflicherweise nicht bloß von dem Absturzwinkel und dem Randwinkel der vordringenden Sarkode, sondern auch von den Spannungsverhältnissen in der Sarkode selbst und der Menge der letzteren ab, über die sich im voraus nichts sagen läßt. Nur wenn sich verschiedenartig geneigte Flächen um die Mündung herum befinden, wie bei den meisten anderen Foraminiferen, läßt sich mit Bestimmtheit angeben,



welchen Weg die Sarkode einschlagen muß, ohne daß man die Stärke der Innenspannung und die Menge der ausgeflossenen Sarkode kennt[1]).

So kommen denn auch, wenn schon seltener, Nodosarien mit umwulstetem Mündungshals vor, die trotz der Umwulstung ihre neue Kammer auf die Wände der vorhergehenden überführen und erst an der Stelle stärkster Konvexität der berührten Kammerwände Halt machen, z. B. *Nodosaria perversa* Schw. (Textfig. XVII).

Ein Gesetz, das fast durch alle nodosaroide Formen durchgreift, ist folgendes. Das Übergreifen tritt bei den kleineren »Erstlingskammern«[2]) intensiver auf als bei den größeren späteren Endkammern (Brady **84** t. 63 f. 16; t. 64 f. 17: t. 65 f. 2). Daß dieses Verhalten zweckmäßig ist, wie wir oben gezeigt haben, erklärt seine Entstehung nicht. Vom mechanischen Standpunkte aus sollte man eher das Gegenteil erwarten, nämlich daß die späteren größeren Endkammern weiter auf ihre Vorgängerinnen zurückgriffen als die kleineren Erstlingskammern.

Die Oberflächenspannung nämlich, welche den Kammern im allgemeinen eine kuglige Grundform aufzuprägen bestrebt ist, wird bei der Bildung kleinerer Kammern größer sein als bei der Bildung größerer Kammern, denn nach physikalischen Gesetzen ist die Oberflächenspannung dem Krümmungsradius der flüssigen Oberfläche umgekehrt proportional[3]). Wenn nun die Oberfläche der kleinen kugligen Sarkodetropfen, welche zurzeit der Bildung der Erstlingskammern die Schalensubstanz auf ihrer Oberfläche abscheiden, stärker gespannt sein muß als die der größeren, welche die späteren größeren Kammern hervorbringen, so sollte man erwarten, daß die kleineren auch stärker in Kugelspannung gehalten würden, und darum sich weniger leicht unter Abplattung, Anschmiegung oder gar konkaver Eindellung ihrer Vorgängerin anschließen würden als die größeren Kammern, während tatsächlich gerade das Gegenteil gilt. Dazu kommt noch als erschwerendes Moment, daß die kleineren Altkammern am Erstlingsende mit ihrem kleineren Krümmungsradius nach Satz 9 von Haus aus schwerer zu überfließen sind, als die größeren späteren Kammern des Wachstumsendes.

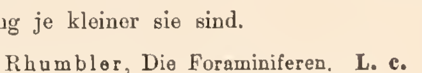
Wie erklärt sich dieses Mißverhalten?

Soweit ich nach eigner Erfahrung und mir bekannten Abbildungen urteilen kann, sind die Mündungshälse der Erstlingskammern relativ (also nicht bloß absolut) kleiner als diejenigen der späteren Kammern, die Sarkode hat daher bei den späteren Kammerbildungen eine immer größer werdende Halsstrecke zu überfließen, eh sie den Kammerbauch ihrer Vorgängerin umfassen kann, sie wird von der längergestielten Mündung aus durch den langgestreckten Mündungshals an stärkerem Zurückfließen auf die Vorgängerin gehindert. Am auffälligsten zeigt sich dies Verhalten an der Embryonalkammer und der nächstfolgenden Erstlingskammer, die regelrecht

[1]) Die Sarkode wird nach unseren Erwägungen stets, solange sie weiterfließt, diejenigen Flächen wählen, zu deren Überfließung sie den geringsten Oberflächenzuwachs braucht, ganz einerlei, wie groß im speziellen Falle die Innen- und Oberflächenspannung der Sarkode ist.

[2]) Erstlingskammern sind diejenigen, die sich als zuerst erzeugte Kammern der Embryonalkammer zunächst anschließen.

[3]) Kugelige Tropfen haben also eine um so größere Oberflächenspannung je kleiner sie sind.



am stärksten aufeinandergeschoben sind, die Embryonalkammer hat auch bei sonst langhalsigen Formen fast gar keinen Hals, wie man Taf. XX Fig. 11 und 16 sehen kann, wo die Mündung (Fig. 16 M_0) der Embryonalkammer durch die Schalenwand der ersten Erstlingskammer, die bereits einen ansehnlichen Hals trägt, hindurchschimmert. Bei der Bildung der Erstlingskammer tritt daher die Sarkode direkt auf die Außenwand der halslosen Embryonalkammer über und besorgt hierdurch den dichten Zusammenschluß der beiden (Fig. XV a, b).

Künstliche Nachahmung des nodosaroiden Typus.

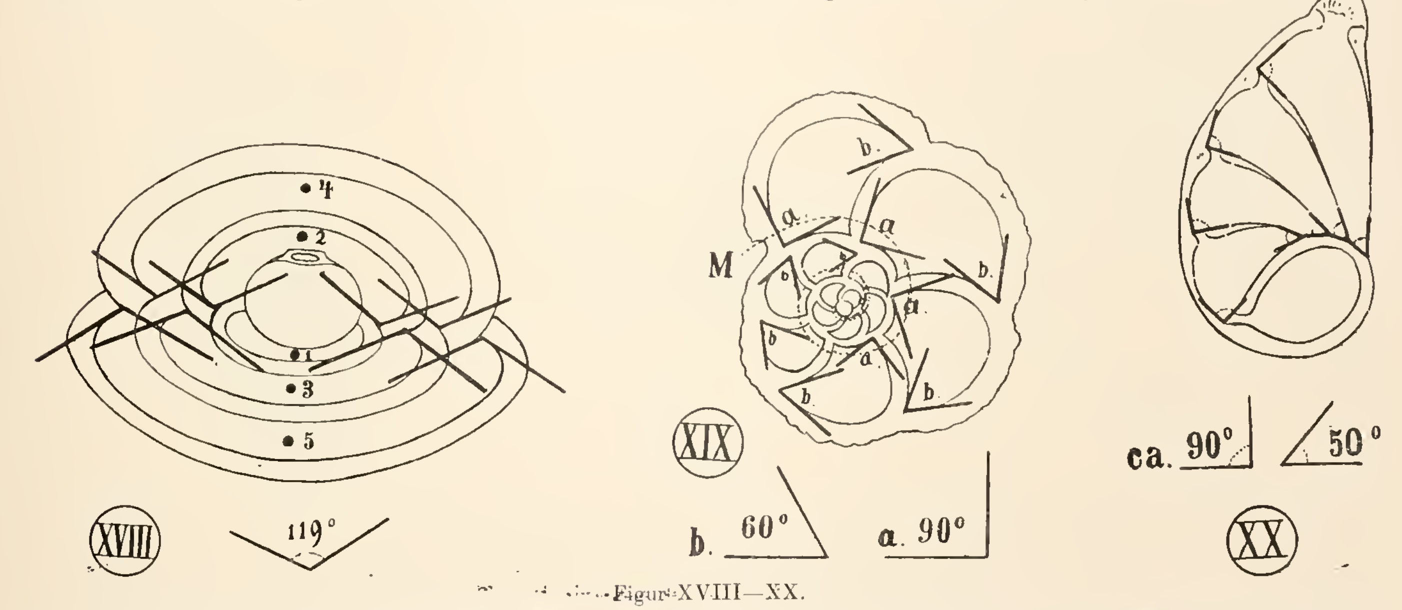
Die Quecksilberexkreszenzen kommen im günstigsten Falle, wie wir gesehen haben, über das Stadium unregelmäßig segmentierter Röhren nicht hinaus; dagegen hat Quincke (**02** p. 649, 665) gelegentlich bei Metallsalzvegetationen (bei deren Herstellung nicht das flüssige Metall selbst, sondern eine Lösung des Metallsalzes, der Einwirkung eines, eine Niederschlagsmembran veranlassenden, äußeren Mediums ausgesetzt wird) segmentierte Gebilde angetroffen, welche die von mir erzielten dadurch überbieten, daß sie eine echte Kammerung zeigen, bei der sich die Gleichheit der Randwinkel, die Quincke an mehreren Stellen hervorhebt, deutlich erkennen läßt. Da es sich hierbei aber um einheitliche Flüssigkeiten handelt, sind die Randwinkel natürlich durchweg gleich; die Gleichheit beschränkt sich nicht, wie bei den meisten Polythalamien, ausschließlich auf homologe Randwinkel; daher kommt es, daß die Quinckesche Formen nur in den Gestaltungskreis gerade gestreckter Nodosarien hinüberreichen; sie haben dadurch aber die zwischen monothalamen und polythalamen Foraminiferen bestehende Grenze überschritten und die Möglichkeit einer experimentellen Nachahmung auch der Kammerung (auf Grund der Oberflächenspannungsgesetze) mit konstanten Randwinkeln erwiesen. Die Nachahmung der übrigen Polythalamien mit bloß homologer Randwinkelgleichheit scheitert bis jetzt daran, daß man noch keine Flüssigkeit, bzw. wegen des schaumigen Aufbaues der Sarkode noch keinen flüssigen Schaum mit anomogener Oberflächenspannung komponieren kann; hier werden noch weitere Vergleichsexperimente gemacht werden können.

2. Spiraltypus.

Der Spiraltypus ist unter den Foraminiferen am weitesten verbreitet, er wird nur in den niedrigsten Familien vermißt und kommt jenseits der Rhabdamminiden in allen Familien vor, um dann bei den höheren Familien der sandschaligen Trochamminiden und den kalkschaligen Rotaliariden alleinherrschend zu werden. Die Mündungsachse ist hier spiral aufgerollt. Bei den planospiralen Schalen bleibt die spirale Windungsachse in einer Ebene, bei den konospiralen Schalen windet sie sich vom Embryonalende nach dem Mündungsende hin spiral abwärts, um der Schale eine mehr oder weniger kegelförmige Gestalt zu verleihen. Im übrigen ist die Umgangshöhe der Spirale bei den verschiedenen Formen eine sehr verschiedene. Weitere Verschiedenheiten werden dann auch hier wieder, durch die Verschiedenartigkeit der Kammerform, die aus der spezifischen Anomogenität der kammerbauenden Sarkode resultiert, und ferner dadurch bedingt, daß sich die Neukammer in verschiedenem Grade an die voraufgehenden Altkammern, von denen bei diesem Typus auch mehrere berührt werden können, anschmiegt. Die Umfassung

der späteren durch die jüngeren Kammern kann innerhalb dieses Typus bis zur vollständigen »Involution«, d. h. bis zur vollständigen Einhüllung aller voraufgehenden Kammern durch die nachfolgenden Kammern, führen, z. B. bei höheren imperforaten Milioliden, deren speziellere Formbildungsmechanik neuerdings van Iterson (07) mit großem Verständnis ausgearbeitet hat, und bei perforaten Operculinen.

In betreff der Randwinkel in ihrer Beziehung zur Mündungsachse gilt Analoges wie bei dem nodosaroiden Typus. Das zähere Mündungsplasma zieht den größten Randwinkel an sich heran. Läuft die Mündungsachse durch das Zentrum der einzelnen Kammerquerschnitte, so sind auch hier die Randwinkel ringsum gleich (Fig. XVIII), bei exzentrischem Verlauf der Mündungsachse sind es dagegen nur die homologenen Randwinkel, und zwar ist auch hier wieder der größte Randwinkel der der Mündungsachse zunächst gelegene, der kleinste dagegen derjenige, welcher dem größten Randwinkel gegenüber jenseits der Mündung der gegenüberliegenden Kammerwand anliegt und am weitesten von der Mündungachse entfernt liegt.



Figur XVIII—XX.

Fig. XVIII. Querschnitt durch die Mitte von *Biloculina fischeri* Schlumb. Die Mündungsachse läuft durch die Mitte der Kammern 2—5. Die Randwinkel sind daher beiderseits gleich (119° abs.); Umrisse nach Schlumberger (91 p. 176 f. 23); Vergr.: 30 : 1.

Fig. XIX. *Pulvinulina menardii* von der Dorsalseite; die Mündung liegt ventral von *M*, wo die Mündungsachse durch gestrichelte Linie angegeben ist; der größere Randwinkel *a* (= 90°) liegt dicht bei der Mündungsachse; der kleinere *b* (= 60°) am weitesten von ihr entfernt; Vergr.: ca. 100 : 1.

Fig. XX. *Cristellaria crepidula* (F. et Mol.). Der Randwinkel bei der Mündungsachse (*M*) beträgt 90°, der am weitesten von ihr abliegende = 50°; Vergr.: 140 : 1.

In Fig. XIX verläuft die Mündungsachse auf der Innenseite der Spiralgänge, infolgedessen ist derjenige Randwinkel am größten, der sich in nächster Nähe der Mündungen an den früheren Schalenumgang anlegt, er ist für die abgebildete *Pulvinulina menardii* (d'Orb) ca. 90°, während der Randwinkel am peripheren Kammerrande nur 60° beträgt.

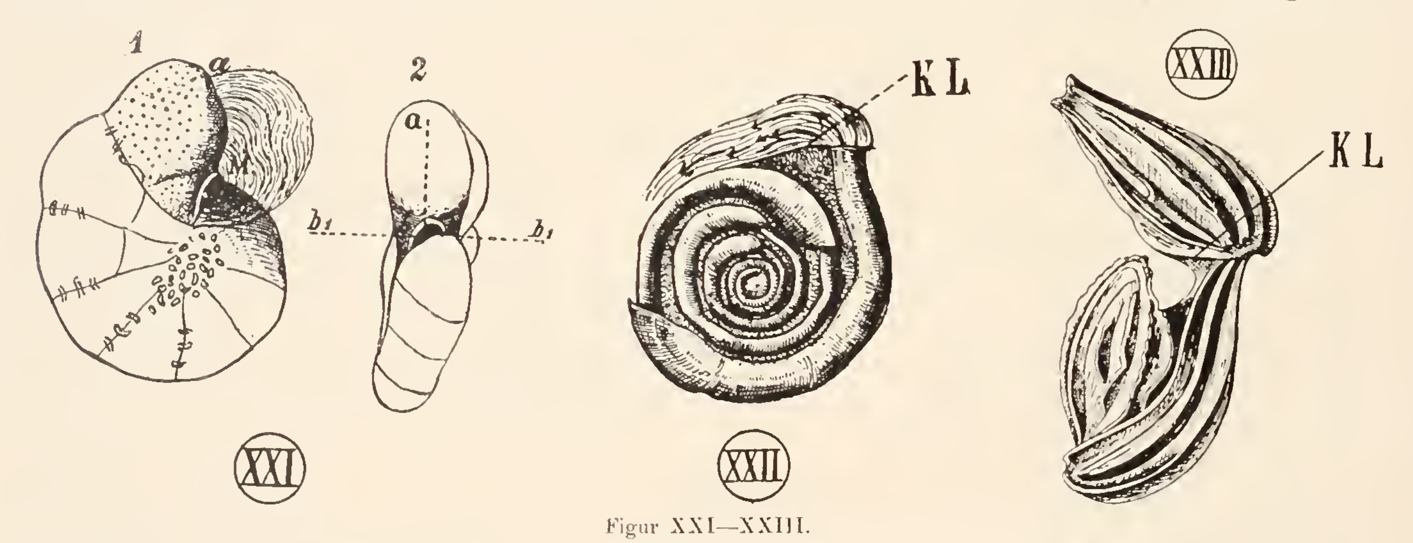
Bei der in Fig. XX abgebildeten *Cristellaria crepidula* (F. et M.) liegen die Verhältnisse umgekehrt. Der Randwinkel am peripheren Außenrande[1]) ist größer, nämlich ca. 90°, als der

[1]) Dieser Winkel am peripheren Außenrande der Cristellarien ist von Cushman (05 p. 538) als »Krümmungswinkel« bezeichnet worden.

an den voraufgehenden Schalenumfang anschließende Randwinkel, der nur 50° beträgt. Diesen Größenverhältnissen der Randwinkel entsprechend, verläuft die Mündungsachse der Schale dicht am peripheren Schalenrande.

Der durch die spirale Anordnung der Kammern ermöglichte seitliche Anschluß einer Neukammer an die voraufgehenden Altkammern bringt es mit sich, daß die Schalenmündung bei dem Spiraltypus meistens in einer Hohlkehle liegt (Fig. XIX, XXI, M), welche einerseits von dem voraufgehenden Umgang der Schale, andrerseits von der »Mündungswand«[1]) gebildet wird. Liegt die Mündung innerhalb einer solchen Hohlkehle, so gilt der Satz, daß sich die nächste Kammer stets in dieser Hohlkehle anlegt.

Von der Mündung aus betrachtet, bieten sich die Wände der Hohlkehle als Aufstiegflächen dar, denn zum Begriff der Hohlkehle gehört, daß die die Hohlkehle bildenden Wände Winkel von unter 180° miteinander bilden, und wir haben solche Winkel als Aufstiegwinkel



Figur XXI—XXIII.

Fig. XXI. *Discorbina polystomelloides* Park. et Jones. Die während der Kammerbildung aus der Mündung (M) hervorquellende Sarkode ist schematisch eingetragen. Sie füllt die Hohlkehle, in der M liegt, aus und schiebt in der Hohlkehle ihren Rand bis a hin vor, obgleich sie den seitlichen Rand der Hohlkehle viel früher als die Stelle a erreicht, weil sie an keiner Stelle den Hohlkehlenrand überfließen kann, so lange die Hohlkehle nicht überall ausgefüllt ist. Fig. 2 zeigt in einer Frontansicht, wohin der Sarkoderand von M aus gelangt sein müßte, nämlich nach $b_1 b_1$, wenn er sich in der Richtung b ebensoweit wie in der Richtung a bewegt hätte.

Fig. XXII. *Ophthalmidium tumidulum* Brady. Weg der kammerbauenden Sarkode auf der Kalklamelle (KL); Vergr.: 115 : 1.

Fig. XXIII. *Miliolina separans* Brady. KL = Kalklamelle, auf der die abstehende Endkammer entlang geflossen ist, so daß sie die Altkammern nicht erreicht hat (nach Brady **84** t. 7 f. 3); Vergr.: 20 : 1.

bezeichnet. Aus Satz 4 (p. 62) folgt, daß der Sarkoderand am leichtesten (d. h. unter geringstem Oberflächenverbrauch) an Aufstiegflächen fortkommen muß, was also genau mit der Erfahrung übereinstimmt. Solange eine Hohlkehle da ist, solange sie nicht ausgefüllt ist, muß die Sarkode in ihr entlang fließen, denn jeder Übertritt auf eine ebene oder konvexe Fläche würde mehr Oberflächenzulage verlangen als das Ausfüllen der Hohlkehle — konkave Flächen kommen hierbei nicht in Betracht, da sie natürlich selbst wieder als Hohlkehlen angesehen

[1]) Als »Mündungswand« bezeichne ich denjenigen Wandteil der Schale, in welchem die Mündung der letzten Kammer liegt.

werden müßten und deshalb keine Änderung, sondern nur ein Fortbestehen der allgemeinen Lage veranlassen könnten. Solange die Hohlkehle an der Mündung nicht ausgefüllt ist, solange kann die Sarkode an keiner Stelle die Ränder der Hohlkehle überfließen, wenn sie es auch zur Überfließung der Ränder viel näher hat als zur vollständigen Ausfüllung der Hohlkehle, wie dies in Fig. XXI beispielsweise der Fall ist.

Bei dem planospiralen Miliolidengenus *Ophthalmidium* wird die Spiralhohlkehle durch eine Kalklamelle eingenommen; die Kalklamelle schneidet aber auf der Höhe der sehr weiten Mündung ab, so daß beim Ausfließen die kammerbauende Sarkode centrad[1]) eine ebene Fläche, nämlich den Rand der Kalklamelle zur Verfügung hat, während ihr nach dem peripheren Rand und allwärts sonst rings um die Mündung herum ein Absturzwinkel von ca. 270° entgegensteht (Fig. XXII). Der Rand der Kalklamelle zieht daher nach Satz 3 die Neukammer an die Altkammern heran und verhindert dadurch ein Abschweifen der Neukammern von der spiralen Aufwindung. Bei *Miliolina separans* Brady, wo hochgehende Wandrippen in die Hohlkehle zwischen Endmündung und Altschale in ähnlicher Weise lamellenartig einspringen, aber diese lamellenartige Vorsprünge die Höhe der Mündung nicht in voller Ausdehnung erreichen (Fig. XXIII), führt die Lamelle die Neukammer nur insoweit, als sie das Niveau der Mündung erreicht hat, von der Stelle aber, wo die Lamelle meist mit sehr großem Absturzwinkel unter das Niveau der Mündung sinkt, legt sich dann die Neukammer selbständig an, ohne den Anschluß an die Altschale zu erreichen. Die Neukammer ragt dann frei von dem Altteil der Schale ab.

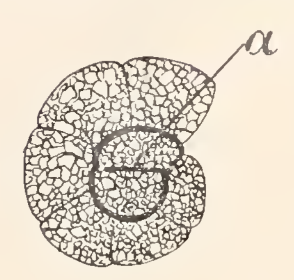
Während wir in den vorgenannten Faktoren bereits Mittel zur Aufrechterhaltung der spiralen Anordnung gegeben sehen, indem Hohlkehle oder Hohlkehlenlamelle die Neukammer zur Anschmiegung an die spiralen Altteile der Schale zwingen und so auch die Neukammern zu spiraler Ordnung führen, steht doch der Grund noch aus, wie die spirale Anordnung der Erstlingskammern eingeleitet wird.

Die ersten Gründe der Spiralordnung sind in der Ausgestaltung der Embryonalkammer oder auch unter ihrer Beihilfe in der Ausgestaltung der sich der Embryonalkammer zunächst anschließenden Kammer, die ich kurz als »Ankammer« bezeichnen will, mehr oder weniger deutlich gegeben, wie an einigen Beispielen gezeigt werden mag. Die Embryonalkammer oder auch die Embryonalkammer und Ankammer bringen ihre Eigentümlichkeiten aus dem Muttertier mit, wo ja eine andere Umgebung auch andere Verhältnisse schafft (in der Mutter ist Sarkode die äußere Umgebung, später das Meerwasser), und unterscheiden sich deshalb oft wesentlich von den späteren Kammern.

a) Bei den kugligen Embryonalkammern, die mit einem schlauchförmigen, sich um die Embryonalkammer herumlegenden Mündungskanal ausgestattet sind, wie sie bei den Milioliniden und Orbitolitiden so vielfach vertreten sind, liegen die Verhältnisse sehr einfach. Die Mündung des Embryonalkammerkanals bildet mit der Wand des kugligen Embryonalkammerteils die erste Hohlkehle, in der sich dann die nächste Kammer anlegen muß, die Mündung der nächsten Kammer bildet wieder eine Hohlkehle usf. (Taf. XII Fig. 7, 8; Taf. XIII Fig. 15, 16.)

[1]) Nach dem Zentrum der Schale hin.

b) In einigen Fällen läßt sich deutlich eine an die Mündung der Eymbryonalkammer anstoßende einseitige Abplattung der sonst kugligen Embryonalkammer erkennen (Fig. XXIV). Die aus der Embryonalkammer ausfließende Sarkode zieht sich daher nach Satz 8 (p. 63) über die ebene Abplattung hin, legt also die Ankammer seitlich an die Embryonalkammer an, und bildet nun zwischen ihrer Mündungswand und der Embryonalkammerwand die erste Hohlkehle für die nächste Kammer; und so geht es weiter, jede neue Mündungswand bildet mit den Altteilen der Schale auch eine neue Hohlkehle für die nächstfolgende Neukammer.





Figur XXIV.
Die Anfangskammern einer *Hoplophragmium scitulum* Brady; die Embryonalkammer und die Ankammer sind durch dunkleren Strich hervorgehoben; bei *a* = Abplattung der Embryonalkammer, die der Ankammer als Flußfläche dient. (Die letzten Kammern sind weggelassen.) Vergr.: 95 : 1.

c) Wohl die meisten Rotaliariden bringen außer ihrer Embryonalkammer auch schon die Ankammer aus dem Muttertiere mit, und diese Ankammer ist von vornherein derart gelagert, daß sie der Embryonalkammer seitlich angeschmiegt ist und ihre Mündung in die zwischen der Mündungswand der Ankammer und der Embryonalkammerwand entstehende Hohlkehle öffnet.

d) Bei den Globigerinen, die wahrscheinlich gleichfalls ihre Ankammer schon aus dem Muttertier mitbringen, ist der Antrieb zur spiralen Anordnung der Kammern darin gegeben, daß die Ankammer, die hier wie die übrigen späteren Kammern meist annähernd kuglig ist, ihre Mündung seitlich nach der Berührungsbasis, mit der sie der Embryonalkammer aufsitzt, vorlagert und sie auf diese Weise zum erstenmal in eine Hohlkehle einlagert, was sich dann bei den späteren Kammern in gleicher Weise wiederholt.

Biforme Arten mit anfänglich spiraler und später geradegestreckter Kammeranordnung; (bischofstabförmige oder lituiforme Schalen mit spironodosaroidem Wachstum).

Es fragt sich hier, wie die lituiformen Schalen, die wir oben als Übergangsformen von geradegestreckten zu spiralaufgewundenen Polythalamien angesprochen haben und die darum besonderes Interesse verdienen, mechanisch zustande kommen. Der Rückgang vom spiralen zum nodosaroiden Typus kann verschiedene mechanische Ursachen haben.

Gemeinsam pflegt den lituiformen Schalen zu sein, daß die »Größenprogression der Kammern« keine sehr steile ist; d. h. daß die späteren Kammern, den vorausgehenden früheren gegenüber nicht sehr auffällig an Durchmesser zunehmen. Die geringe Größenprogression läßt sich leicht als primitiver Schalencharakter verstehen. Die Periodizität des Schalenwachstums, die ja aus dem kontinuierlichen Schalenwachstum hervorgegangen zu denken ist, wird anfänglich mit enger aneinanderliegenden Perioden gearbeitet und darum anfänglich auch kleinere Kammern angelegt haben, als bei den phylogenetisch späteren Formen, die ihre Schalenbauperioden weiter auseinanderzogen und darum auch sehr viel größere Kammern erzeugten, weil der Plasmaleib des Schalenträgers von Bauperiode zu Bauperiode längere Zeit zum Anwachsen erhält. Auch ein zweites bei den lituiformen Schalen weit, wenn auch nicht allgemein verbreitetes Merkmal ist als ein primitives aufzufassen, nämlich die zentrale Lagerung der Mündung in der Mündungswand. Die *Rhabdammina*-Röhren, von denen wir durch Segmentierung die Nodosinelliden

abgeleitet haben, die uns wiederum den Ausgangspunkt für spirale Endothyrinen bedeuten, besitzen in dem offenen Röhrenende die uranfängliche zentrale Mündung, wenn wir die Mündungskrempe der Röhre als Mündungswand unserer Nomenklatur ansehen, und jede exzentrische Verschiebung der Mündung erscheint demnach als späterer Erwerb.

Nach diesen Vorbemerkungen unterscheiden wir folgende Fälle.

Bei geringer Größenprogression der Kammern kommt der lituiforme Schalentypus zustande

a) wenn die Mündung zentral in der Mündungswand liegt und wenn letztere in den späteren Kammern mehr oder weniger eben abgeplattet ist. In den Erstlingskammern tritt wegen der größeren Oberflächenspannung der kleineren Sarkodemenge, die zum Aufbau der Erstlingskammern austritt[1]), die ebene Abplattung der Mündungswand weniger, später aber bei den größeren Kammern (wegen geringerer Oberflächenspannung der kammerbauenden Sarkode) tritt sie deutlich hervor. Während bei den Erstlingskammern die Sarkode auf der stärker konvex gekrümmten Mündungswand sich ausbreiten muß, weil ihr Flächen geringerer Krümmung nicht zur Verfügung stehen, und während sie im Erstlingsteil der Schale jedesmal auf ihrem Vormarsch über die konvexe Mündungswand in die bekannte Hohlkehle eingeführt und dadurch in die Spirale eingeordnet wird, hält sich nach Satz 8 die bauende Sarkode später mehr und mehr auf den abgeplatteten Mündungswänden, tritt auf die zur Hohlkehle hinführenden konvexen Teilen der Mündungswand immer weniger weit über, und erreicht dann schließlich die für die Spiraltour ausschlaggebende Hohlkehle infolge der geringen Plasmazusteuer bei erneuter Kammerbildung überhaupt nicht mehr, so daß sie dann nach dem nodosaroiden Typus, Kammer an Kammer in gerader Richtung aneinandersetzend, bei den Spätkammern weiter arbeitet (Taf. XXIV Fig. 6).

b) Wenn die in der Mündungswand zentral liegende Mündung in primitiver Weise so groß bleibt, daß sie dem Kammerdurchmesser an Ausdehnung gleichkommt, und wenn sie sich dabei mit einer Mündungskrempe versieht, die von der Altschale frei absteht. Die Mündungskrempe hält dann durch ihre allseitig starken Absturzwinkeln (cf. p. 69) die Sarkode von dem Einfließen in die Spiralhohlkehle ab, sobald die Mündungskrempe einmal den Anschluß an die Altkammern der Schale nicht erreicht. Die Schale wächst dann nodosaroid weiter (Taf. IX Fig. 13).



Figur XXV.
Cristellaria crassa d'Orb; *a* von der Seite; *b* von vorn; *E* die Einstülpung der Schale unterhalb der peripher gelegenen Mündung *(M)*; Vergr.: 35 : 1.

c) Die unter a geschilderten Verhältnisse treten dann besonders leicht ein, wenn die Mündung ihre zentrale Stellung in der Mündungswand mit einer derartig exzentrischen vertauscht, daß die Mündung sich dem peripheren Spiralrande nähert, also von der Spiralhohlkehle weiter abrückt, so daß die kammerbauende Sarkode die Hohlkehle unter sonst gleichen Umständen noch schwerer erreicht, als bei zentraler Lagerung der Mündung innerhalb der Mündungswand, weil sie dann einen weiteren Weg nach der Hohlkehle hin zurückzulegen hat. So kommt es, daß bei Cristellarinen, die sich

[1]) Die Oberflächenspannung ist dem Krümmungsradius der flüssigen Oberfläche umgekehrt proportional.

durch eine periphere Lagerung der Mündungsachse auszeichnen, das spironodosaroide Wachstum besonders häufig vorkommt (Taf. XXIII Fig. 3—4).

Bei den höheren *Cristellaria*-Formen, bei denen die Spiralform bis zum Ende beibehalten wird, findet sich meist von der Mündung aus nach der Hohlkehle hin eine besondere Hohlfurche, die das Plasma nach der Hohlkehle hinleitet (cf. Fig. XXV und Taf. XXIII Fig. 8 u. 9).

Bei denjenigen Formen, deren Mündungsachse, wie bei den höheren Rotaliariden, dauernd dem Schalenzentrum genähert verläuft, so daß jede Mündung sich dicht an die periphere Wand des vorausgehenden Spiralumganges anlegt, kommt spironodosaroides Wachstum nicht vor. Es liegt hier eben jede Mündung von Anfang an in der Spiralhohlkehle.

d) Sehr häufig ist die Erscheinung, daß die Mündungsachse spironodosaroider Formen in den Erstlingskammern durch die sukzedierenden Hohlkehlen hindurchläuft, sich später aber allmählich selbständig, ohne daß man besondere Flußflächenformen wie Abplattung der Mündungswand oder ähnliches angeben könnte, aus den Hohlkehlen heraushebt und dann zentral oder exzentrisch peripherad durch die späteren Kammern hindurchläuft, die dann aus den unter c genannten Gründen zum nodosaroiden Wachstum übergehen. Ich vermute, daß hierfür folgende Erklärung zu geben ist: Das Ausfließen des zähen Mündungsplasmas geschieht im allgemeinen wohl rascher als die Umordnung der Waben in neue Minimalflächenanordnung geschieht, wie aus der meist fächerförmigen Anordnung des Mündungsplasmas entnommen werden kann, von der später die Rede sein wird[1]). Unter solchen Umständen, d. h. wenn ein vorgezogener oder sonstwie deformierter Schaum keine Zeit gefunden hat, in der neuen Lage Minimalflächenordnung anzunehmen, reagiert, wie ich anderenorts (Rhumbler **02** p. 367—371) gezeigt habe, ein Schaum wie eine elastische Masse; also muß auch dem während der Kammerbildung vorgezogenen Mündungsplasma eine gewisse Elastizität zukommen. Ich denke mir nun, daß durch die quantitative Zunahme des Mündungsplasmas in den späteren Kammern (die eine notwendige Folge des Gesamtwachstums des Weichkörpers sein wird) die elastische Widerstandskraft des in der Mündungsachse gelegenen Mündungsplasmas wegen größerer Dicke immer größer wird, und sich darum der Zusammenlegung zu einer Spirale immer mehr widersetzt, so daß es schließlich die Neukammern ganz von dem vorausgehenden Spiralumgang mit seinen Spiralhohlkehlen abzieht, und alsdann die nodosaroide Anordnung der Endkammern erfolgt. So zeigt Taf. XXIV Fig. 7 ein *Haplophragmium tenuimargo* Brady, bei dem die Mündungsachse im Erstlingsteil der Schale in den Spiralhohlkehlen verläuft, während sie von der zehnten Kammer an die Spiralkehlen verläßt und sich geradereckt.

3. Der zyklische Schalentypus.

Der zyklische Schalentypus ist durch die kreisförmige Ausgestaltung seiner späteren Kammern und die Unterabteilung derselben in kleine Sekundärkämmerchen gekennzeichnet.

---

[1]) Im Fächer erscheinen die Waben langgestreckt, sie haben also während des Verfließens keine Zeit gefunden, die gewöhnliche Form von Schaumblasen, d. i. diejenige von Pentagonaldodeködern, anzunehmen, die dem Ruhezustand eines Schaumes entspricht.

Die erwachsene Schale erscheint diskusartig als eine mehr oder weniger ausgesprochen kreisrunde biplane Scheibe, deren peripherer Hauptteil aus schmalen konzentrischen Kammerringen besteht, während der kleinere Zentralteile eine mehr oder weniger deutliche spiralige Anordnung der Erstlingskammern erkennen läßt.

Der zyklische Typus ist für die Familie der *Orbitolitidae* charakteristisch, zu denen ich außer den imperforaten oder wenigstens nur in der Embryonalkammer perforaten und sonst imperforaten Genera *Orbitolites* und *Orbiculina*, die im ganzen Schalenverlauf perforaten Genera *Orbitoides* und *Cycloclypeus* hinzurechne.

Der zyklische Bautypus hat seine Doppeleigenschaft der ringförmigen Ausgestaltung und der Unterteilung seiner ringförmigen Kammern in Unterkämmerchen dem Umstande zu danken, daß sich hier die ursprünglich weit ausgedehnte schlitzförmige Mündung, wie sie bei dem Genus *Vertebralina* unter den Milioliniden noch heute besteht, in eine Reihe von Mündungen zerlegt hat. Diese Mündungen sind ihrer Mehrzahl entsprechend kleiner, als sonst die bloß in Einzahl vorhandenen Mündungen zu sein pflegen, man bezeichnet sie zweckmäßig als »Mündungsporen«, wobei das Vorwort »Mündung« darauf hindeuten soll, daß es sich hier nicht um einfache Wandporen handelt, wie sie bei den perforaten Formen die Schalenwand allwärts durchsetzen können, sondern daß hier direkte Derivate der Schalenmündung vorliegen. Der Übergang der schlitzförmigen Mündung in eine Reihe oder auch in mehrere übereinanderliegende Reihen von Mündungsporen kann sich schon in der Embryonalkammer vollzogen haben, oder er tritt erst bei den Erstlingskammern ein. Die Mehrzahl der Mündungsporen bringt es nun mit sich, daß die Sarkode hier nicht mehr wie sonst als ein einheitlicher Sarkodeballen aus der Mündung zur Zeit der Kammerbildung hervortritt, sondern in so viel Portionen geteilt, als Mündungsporen vorhanden sind. Bei dem Herausquellen aus den einzelnen Mündungsporen berühren sich nun die einzelnen Sarkodetröpfchen miteinander und können jetzt vor den Mündungen wieder miteinander verschmelzen, wie dies z. B. bei der allerdings nicht zyklischen aber sicher phylogenetisch zu den zyklischen Formen überführenden *Peneroplis* noch heutzutage normalerweise mit allen vor die Mündungswand getretenen Sarkodetröpfchen geschieht, so daß bei *Peneroplis* einheitliche bloß sehr hochgestreckte Neukammern entstehen, die nicht in Sekundärkämmerchen untergeteilt sind. Bei den echten zyklischen Formen tritt dagegen eine derartige allseitige Verschmelzung der aus den Mündungsporen hervorperlenden Sarkodetröpfchen nicht ein, sondern es verschmelzen nur diejenigen von ihnen, die sehr früh zusammentreffen, nämlich bei Formen mit mehreren Reihen von Mündungsporen, die aus übereinanderstehenden Poren zweier Parallelreihen und ferner diejenigen, die in die gleiche Hohlkehle (Taf. XIII Fig. 15 *H*) einfließen; während die später in Berührung kommenden Tröpfchen, wahrscheinlich weil sie schon Schalensubstanz auf ihrer Oberfläche zur Abscheidung bringen, nicht mehr vollkommen miteinander verschmelzen, sondern nur an denjenigen Stellen zusammenfließen, wo sie sich zuerst berühren, an anderen Stellen aber nicht mehr. Die Stellen der ersten Berührung werden dann zu Verbindungskanälchen, während die übrigen sich mit Schalensubstanz umziehen und auf diese Weise außer den nach außen abschließenden Wänden der Neukammer im ganzen genommen radiär gerichtete Querwände erzeugen, welche die entstandene ringförmige Neukammer in Unterkämmerchen teilen.

Die Entstehungsursache der Sekundärkämmerchen liegt also in der frühzeitigen Abscheidung von Schalensubstanz, die bereits statt hat, bevor eine Verschmelzung der aus den Mündungsporen austretenden einzelnen kammerbauenden Sarkodeteilen eingetreten ist.

Die kreisförmige Ausgestaltung der späteren Kammern kommt durch folgende Umstände aus der ursprünglichen Spiralanordnung der Erstlingskammern zu Wege.

In der Hohlkehle, welche der Embryonalkammerkanal mit dem kugligen Teil der Embryonalkammer bildet (cf. p. 75), legt sich die erste Erstlingskammer an; besitzt der Embryonalkammerkanal nur eine Mündung, so ist die erste Erstlingskammer noch nicht wie die späteren in Sekundärkämmerchen untergeteilt, besitzt er dagegen bereits mehrere Mündungsporen (Taf. XIII Fig. 17—18), so setzt sich schon die erste Erstlingskammer naturgemäß aus einer entsprechenden Zahl von Unterkämmerchen zusammen. Auf alle Fälle werden in der Mündungswand der Erstlingskammern früher oder später mehrere Mündungsporen gebildet, was dann sofort den Eintritt der Bildung von Unterkammern für die folgenden Erstlingskammern zur Folge hat. Im Exemplar Taf. XIII Fig. 12 besitzen die zwei ersten Erstlingskammern bloß je eine Mündung; Fig. 15 Taf. XIII zeigt ein Exemplar, dessen erste Erstlingskammer zwei Mündungen, Fig. 16 eins, dessen erste Erstlingskammer drei Mündungen besitzt, entsprechend ist dann die zweite Erstlingskammer der Fig. 15 in zwei, diejenige der Fig. 16 in drei Sekundärkämmerchen untergeteilt. — Die Anlage der Mündungsporen verläuft nun im Erstlingsteil der Schale derart, daß stets mindestens eine Pore in die Spiralhohlkehle nach der Embryonalkammer hingerichtet ist (Taf. XIII Fig. 15—17 M_1). Diese Mündungspore hält in bekannter Weise den spiralen Anschluß der jeweilig folgenden Neukammern an die Peripherie der Embryonalkammer aufrecht, und führt die Erstlingskammern allmählich um die Embryonalkammer als Zentrum herum, so kommt es je nach der Anzahl von Sekundärkämmerchen, die zu dieser Herumführung um die Embryonalkammer nötig sind, früher oder später zu einem ringförmigen Zusammenschluß der Unterkämmerchen zu einem Kammerring, der dann später aus seinen Mündungsporen einen neuen Kammerring erzeugt und so geht es in gleicher Weise weiter.

Die Unterkämmerchen aufeinanderfolgender Kammerringe stehen alternierend zueinander, was sich leicht dadurch begreift, daß infolge der Krümmung der Mündungswände zwischen je zwei seitlich zusammentreffenden Sekundärkämmerchen eine Hohlkehle (Taf. XIII Fig. 15 *H*) entsteht, in welche bei der Kammerbildung die für die folgende Neukammer bestimmte Sarkode einfließen muß; da nämlich die Hohlkehlen »zwischen« je zwei Sekundärkämmerchen gelegen sind, so müssen auch die Sekundärkämmerchen des neu zubildenden Kammerringes, die sich in diesen Hohlkehlen anlegen, mit den vorausgehenden im »Zwischenreihenverhältnis«, d. h. alternierend stehen.

Die alternierende Anordnung der Sekundärkämmerchen im Verein mit dem Größerwerden derselben in jedem folgenden Kammerring hat zur Folge, daß namentlich bei durchfallendem Licht eine oft mit kunstvoller Regelmäßigkeit ausgeführte Figur entsteht, die an diejenige erinnert, welche man häufig auf der Rückseite von Taschenuhren findet, und die deshalb hervorgehoben zu werden verdient, weil sie dem Trajektoriensystem, wie man es in manchen Knochen zur Festigung derselben vorfindet, vollständig gleicht. Die Figur kommt bei *Orbitolites*

duplex am deutlichsten zum Austrag, und hat hier offenbar die nebenbei erworbene Bedeutung eines Festigkeitstrajektoriensystems; sie schützt die Schale gegen radiäre Stöße, ohne die früher (p. 27) behauptete Zerbrechbarkeit der Schalen von den Seiten her aufzuheben.

Die Randwinkelkonstanz gilt hier für alle Sekundärkämmerchen, doch lassen sich wegen sekundärer innerer Schalensubstanzablagerungen die Randwinkel schlecht oder überhaupt nicht mehr bestimmen[1]).

Eine eingehendere Schilderung der Entstehungsmechanik der zyklischen Schalen habe ich in meiner *Orbitolites*-Arbeit gegeben, auf die ich in betreff aller Einzelheiten verweisen muß (cf. Rhumbler **02**a).

4. Der Textularidentypus.

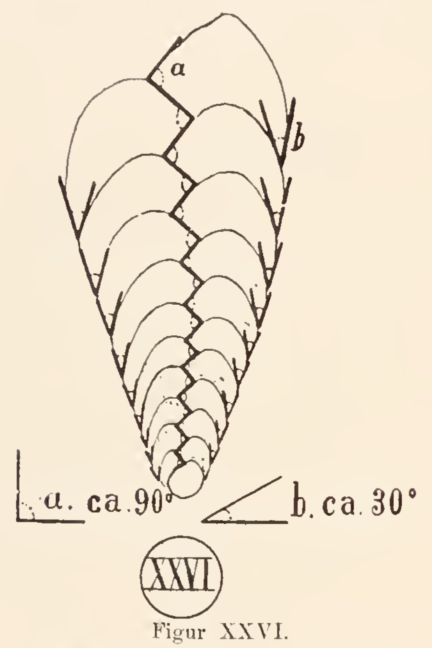
Der Textularidentypus, der für die Familie der Textuliniden typisch ist, besitzt eine äußerlich zwei- oder dreireihig erscheinende Anordnung der Kammern, deren Zusammenlagerung etwa zopfförmig genannt werden kann. Die korrespondierenden Kammern der beiden oder der drei Parallelreihen liegen, wie wir früher gesehen haben (p. 19), nicht auf gleicher Höhe nebeneinander, es handelt sich nicht um gleichwertige Unterkammern, die zu zweien oder zu dreien etagenweise nebeneinander geordnet sind, sondern um aufeinanderfolgende Kammern die eigentlich einreihig hintereinander geordnet sind [ebenso wie die Kammern der übrigen höheren polythalamen Formen], die nur deshalb den Eindruck einer zwei und dreireihigen Anordnung erwecken, weil der im schwachen Zickzack oder in fast gerader Richtung verlaufenden Mündungsachse die Kammern nach zwei oder drei Seiten hin bauchig anhängen. Der für die hierhergehörigen Schalen übliche Ausdruck einer »zwei oder dreireihigen« Kammeranordnung ist also bloß auf den äußeren Anschein gemünzt; er bringt das äußere Ansehen aber so gut zur Geltung, daß man ihn aus beschreibungstechnischen Gründen zweckmäßig beibehalten wird, obgleich es morphologisch richtiger wäre, von einer Zickzackanordnung der Kammern zu reden.

Umhüllungen der früheren Kammern durch spätere kommen hier nur bei dem auch in anderen Beziehungen eigentümlichen Genus *Chilostomella* vor (Taf. XVIII Fig. 13—15); dagegen bringt der Wechsel der Kammergestalt manche Abwechslung und diese wird noch dadurch erhöht, daß die zickzackförmige Mündungsachse nicht immer in einer Ebene bleibt, sondern sich der Länge nach spiral dreht, wie das z. B. bei *Bolivina tortuosa* (Taf. XVI Fig. 15—17) der Fall ist, oder daß sich die Zickzackachse selbst spiral einrollt, wie dies für die Cassidulinen charakteristisch ist (Taf. XVIII Fig. 8). Die Schalentextur wechselt bei den verschiedenen Genera von sandig zu sandigkalkig und kalksandig zu reinkalkig.

Die Eigentümlichkeit des Textularidentypus wird mechanisch dadurch bedingt, daß 1. jede Mündungswand mit der Wand der vorhergehenden Kammer eine Hohlkehle bildet, in der sich nach Satz 4 (p. 74) die nächste Neukammer anlegen muß und daß 2. alle Mündungen

[1]) Nach Behandlung mit Pikrinsäure-Nelkenöl treten oft (nach einigen Monaten der Einwirkung) die Randwinkel sehr deutlich hervor, indem die sekundären Wandteile rascher entkalkt werden als die älteren primären und letztere dann sichtbar werden.

der Medianachse der Schale zugekehrt sind. Wir sehen also hier wieder die Wirkung der Hohlkehle hervortreten, die wir schon beim spiralen Typus, wo aber an ihrer Bildung nicht die voraufgehende Kammer, sondern frühere Kammern des vorangehenden Spiralumganges beteiligt waren, kennen gelernt haben; zugleich tritt hier in helles Licht, wie der von uns p. 55 unter 4 genannte Faktor, nämlich die Lagerung der Mündung für die Schalengestalt maßgebend werden kann. Die Randwinkel verteilen sich auch hier wieder derart, daß der größte Randwinkel der Mündung zunächst, der kleinste am weitesten entfernt von ihr liegt; wie man aus den meisten Figuren auf Taf. XVI u. XVII ohne weiteres erkennen wird, in Textfigur XXVI aber noch deutlicher ausgeführt ist.



Figur XXVI.
Bolivina punctata d'Orb. Randwinkel *a* bei der Mündung größer als der am Rande *b*; Vergr.: 317 : 1.

Die für den Textularidentypus eigentümliche Lagerung der Kammermündungen nach der Medianseite hin, ist offenbar darauf zurückzuführen, daß das Mündungsplasma hier noch eine verhältnismäßig große elastische Widerstandskraft besitzt, die sich einer spiralen Einrollung, wie wir das schon früher (p. 78) ausgeführt haben, widersetzt. Denkt man sich nämlich durch die Mitte der Embryonalkammer und die Endmündung eine gerade Linie gezogen, die wir als »Hauptachse« bezeichnen wollen, so wird man bei allen Formen deutlich erkennen, daß die Mündungsachse mit dieser Hauptachse nahezu zusammenfällt; die Zickzackausbiegungen, welche die Mündungsachse von Kammer zu Kammer erleidet, sind mit anderen Worten äußert gering; die zum Kammerbau in die Hohlkehle vorfließende Sarkode hat das Mündungsplasma immer nur ganz wenig nach Seite der Neukammer hin mitbiegen können.

Bei durchsichtigen Kalkschalen dieses Typus, die in Kanadabalsam eingeschlossen sind, läßt sich das annähernde Zusammenfallen von Schalenhauptachse und Mündungsachse noch besonders leicht dadurch konstatieren, daß sich von der Mündung aus eine meist seitlich komprimierte Mündungstüte in das Innere der Kammer hineinsenkt, die mit ihrem proximalen Ende fast genau auf das distale Ende der gleichen Mündungstüte der voraufgehenden Kammer auftrifft (cf. z. B. Taf. XVI Fig. 19, 23; Taf. XVII Fig. 10, 11, 14).

Der Textularidentypus, der alle Übergänge von sandschaligen zu kalkschaligen Formen aufweist, hat sich wohl ohne Frage schon in sehr früher Zeit, in der Karbonformation hauptsächlich aus dem Nodosinellidentypus dadurch entwickelt, daß die Neukammern in seitlicher Anlehnung auf die Vorderkammern zurückfloß[1]), ohne hierbei das widerstandsfähige Mündungsplasma seitlich mitzurückbiegen zu können; dadurch blieb die Mündung mehr oder weniger in

[1]) Andeutungen solchen seitlichen Zurückfließens der Neukammern auf die vorausgehende Altkammer finden sich heute noch häufig bei einigen Nodosinelliden, z. B. sehr oft bei *Reophax adunca;* man vgl. auch die Endkammer von *Reophax scorpiuris* Taf. VIII Fig. 4 oder die mittleren Kammern von *Haplophragmium primitivum* nov. Taf. XXIV Fig. 3.

der Hauptachse der Schale stehen, während stets auf derjenigen Seite, welche der durch das seitliche Zurückfließen neu angelegten Kammer gegenüberlag, notwendig jedesmal eine Hohlkehle für die nächste Kammer entstand: war also beispielsweise bei einer beliebigen Orientierung der Schale die erste Erstlingskammer auf der linken Seite über die Embryonalkammer hinübergelaufen, so erzeugte sie auf der rechten Seite eine Hohlkehle, in welcher nachher die zweite Erstlingskammer zur Anlage kommen mußte; die zweite, also in unserem Falle rechte, bildet dann mit der ersten Erstlingskammer zusammen wieder links eine Hohlkehle für die dritte Erstlingskammer und so geht es fort, links die Kammer, rechts die Hohlkehle, dann beim nächsten Kammerbau rechts die Kammer und links die Hohlkehle usw.

Biforme Schalen des textularoiden Typus.

Der Herkunft der Textuliniden von den Nodosinelliden entsprechend findet sich zunächst ein biformes Genus *Bigenerina*, das an seinem Primordialende textularoid am Wachstumsende nodosinellid aufgewunden ist, also als »textularonodosinellid« zu bezeichnen wäre. Dieser Ausbildungstypus läßt sich einfach darauf zurückführen, daß die elastische Widerstandskraft des Mündungsplasmas am Ende der Schale so groß wird, daß sie auch die seichten Zickzackbiegungen, die sonst der Textularidentypus erfordert, beim Bau der Endkammern im nodosinelliden Gebiet der Schale nicht mehr gestattet. Hierbei kann die Größenprogression der Kammern eine sehr auffällige werden, im Gegensatz zu den spironodosaroiden Schalen (cf. p. 76); ja, je größer die späteren Kammern im Vergleich zu den vorausgehenden werden, desto geradliniger wird sich die Mündungsachse ausrecken und desto auffälliger und reiner wird sich die nodosinellide Ausbildung der Endkammern ausprägen (Taf. XV Fig. 1).

Das Genus *Gaudryina* zeigt biforme Schalen, die am Primordialende dreireihige, am Wachstumsende zweireihige Kammeranordnung besitzen. Die dreireihige Kammeranordnung, die in uniformer Gestalt bei dem Genus *Verneuilina* durchgeführt ist, stellt an die Nachgiebigkeit der Mündungsachse höhere Anforderungen, in dem nicht nur die Mündungsachse zickzackförmig gebogen, sondern gleichzeitig auch um die Hauptachse [die jede Zickzackstrecke in der Mitte durchschneidet] tordiert werden muß. Es läßt sich daher begreifen, daß die größere Widerstandskraft des späteren Mündungsplamas sich unter Umständen der doppelten Vergewaltigung durch die auf ihren Flußflächen hinziehende kammerbildende Sarkode widersetzt, und sich nur noch die Zickzackbiegungen abringen läßt.

Beim Genus *Tritaxia* kommen sogar triforme Schalen zur Ausbildung, die am Primordialende dreireihig, dann zweireihig, und schließlich einreihig gebaut sind. Eine derartige Ausbildung zeigte z. B. die bei Brady (**84** t. 49 f. 1 u. 2) abgebildeten Exemplare von *Tritaxia caperata* Brady; hier ist die elastische Widerstandskraft der Mündungsstränge der Endkammern so groß geworden, daß sie sich schließlich auch die Zickzackbiegung nicht mehr abzwingen lassen. Diese hochgradige Steigerung der Widerstandskraft der Mündungsstränge in den Endkammern hängt bei der betreffenden Form aber nicht mit der Größenprogression der Kammern, die hier ausnahmsweise gering ist, sondern offenbar mit der labyrinthischen Erfüllung des Kammerinneren im Zusammenhang: Die stark gewordenen Mündungsplasmastränge der Endkammern

werden hier so dicht von sekundärer Schalensubstanz umlagert (cf. den Längsschnitt der Schale bei Brady **84** t. 49 f. 4), daß sie allein aus diesem Grunde, weder dem Torsions noch dem Zickzackzuge der kammerbauenden Sarkode nachgeben können.

Ein Biformismus, der seine eigne Beurteilung erfordert, ist derjenige, der bei dem Genus *Spiroplecta* seine typischste Ausbildung erfährt, aber andeutungsweise bei sehr vielen Textularien und Bolivinen auftritt, nämlich der spirotextularoide Schalentypus. Hier sind die Kammern anfänglich einreihig spiral, dann aber zweireihig, d. h. textularoid, angeordnet. Der Unterschied von einreihig und zweireihig fällt nicht ins Gewicht, da wir ja wissen, daß die zweireihige Anordnung nur eine scheinbare und ihrem morphologischen Wesen nach gleichfalls einreihige, nur durch das Zickzack der Mündungsachse usw. verursacht ist, so daß wir nur zu erweisen haben, warum die Mündungsachse im Primordialteil spiral eingerollt, später aber im Zickzack gekrümmt ist. Mechanisch erklärt sich das geschilderte Verhalten sehr einfach durch die Annahme, daß bei den betreffenden Formen die Mündungsplasmastränge im Primordialteile besonders nachgiebig sind, so daß sie von der kammerbildenden Sarkode in die Hohlkehlen hineingezogen werden, welche die Erstlingskammern mit der Embryonalkammer sukzessive bilden und so in einer Spiraltour um die Embryonalkammer herumgeführt werden, wie dies früher für den Spiraltypus angegeben wurde. Allmählich wächst dann schon in den Erstlingskammern die elastische Widerstandskraft des Mündungsplasmas und später läßt es sich nicht mehr die spirale Einkrümmung, sondern nur noch die seichten Zickzackkrümmungen des *Textularia*-Typus abringen. Man kann bei den Spiroplekten oft deutlich erkennen (Taf. XV Fig. 13), wie die Widerstandskraft des Mündungsplasmas in den aufeinanderfolgenden Erstlingskammern zunimmt, indem die Schalenmündung, die bei der ersten Erstlingskammer noch mitten in der Tiefe der Spiralhohlkehle liegt, sich bei den folgenden Erstlingskammern sehr rasch nach dem peripheren Teil der Mündungswand verschiebt (cf. p. 78)[1]), um schließlich, noch ehe ein voller Spiralumgang ganz vollendet ist, sich ganz von dem Spiralzwang frei zu machen, und sich für dahin nur dem Zickzackzwang zu fügen.

Die besondere Beurteilung, die der an sich leicht verständliche spirotextularoide Typus verdient, besteht darin, daß ihm offenbar keine phylogenetische Bedeutung in dem Sinne zukommt, daß sich der Spiraltypus aus dem textularoiden Typus entwickelt hätte, wie man nach der überwiegenden Bedeutung, die wir den biformen Schalen zugesprochen haben, etwa annehmen könnte. Eine für die Textulariden ungewöhnliche, besonders geringe elastische Widerstandskraft des Mündungsplasmas im Primordialteil und ein rasches Ansteigen dieser Widerstandskraft in den späteren Schalenteilen, hat der *Spiroplecta*-Schale ihren eigentümlichen Biformismus verliehen; und es ist nicht wahrscheinlich, daß sich die anfänglich geringe Biegungsfestigkeit zur Hervorbringung rein spiraler Formentypen auf die späteren Schalenteile phylogenetisch ausgebreitet habe, da alle Textulariden sonst sich in entgegengesetzter Richtung phylogenetisch fortentwickelt haben, nämlich die Widerstandskraft ihres Mündungsplasmas mit der Kammerzahl nicht herabsinken, sondern steigen ließen.

[1]) Das Mündungsplasma folgt dem Zug nach der Spiralhohlkehle immer weniger.

Wir sagten oben und werden später bei Besprechung der *Bigenerina nodosaria* d'Orb noch eingehender belegen, daß der Textularidentypus »hauptsächlich« unter Wirkung der angegebenen Faktoren vom Nodosaridentypus her seinen Ausgang genommen habe, eine kleine Gruppe der Textulariden scheint mir aber von anderem Ausgangspunkte hergekommen zu sein; nämlich diejenigen seither zu *Clavulina* gerechneten biformen Gestalten, die im inneren ihrer späteren einreihigen Kammern eine mehr oder weniger vollständige wendeltreppenartige Spindel Taf. XV Fig. 16 oder zum mindesten eine Lagerung ihrer Mündungen in schraubenförmig vertieften Stellen der Mündungswände erkennen lassen (Taf. XV Fig. 17). Aus der Literatur gehören beispielsweise die von Brady CHALLENGER-Report v. 9 t. 48 f. 17 und 18 (non Fig. 14—16[1])) als *Clavulina parisiensis* d'Orb bestimmte Formen und fernerhin die ebendort t. 48 f. 22—31 abgebildeten *Clavulina angularis* d'Orb wahrscheinlich hierher. Diese Formen, von denen ich auf Taf. XV in den Fig. 15—18 Exemplare abgebildet habe, die aus der Kemp-Bai in S. Australien stammen, weisen in den genannten und durch die Abbildungen dokumentierten Eigentümlichkeiten auf einen Zusammenhang mit dem Genus *Turritellella* aus der Gruppe der Ammodiscinen hin. Sie sind aus der schraubenzieherförmig gewundenen *Turritellella* (Taf. IV Fig. 9) durch periodisches Wachstum bzw. entsprechende Abkammerung hervorgegangen zu denken. Im mehrreihigen Primordialteil der *Clavulina parisiensis* d'Orb erfolgen mehrere Kammerbildungen auf einen Spiralumgang der Schale, ohne daß das Höhersteigen der Spirale aufgegeben wird, später im einreihigen Schalenteil erstreckt sich die jeweilige Kammerbildung jedesmal auf einen ganzen Umgang der Spirale und es tritt die Besonderheit ein, daß der jedesmal zur Kammerbildung ausgeflossene Sarkodeteil, nachdem er in Spirale auf der schraubenförmig eingedellten Mündungswand hinfließen mußte, seine aus der Mündung zuletzt ausgetretene Plasmamasse mit dem zuerst ausgeflossenen Vorderende verschmelzen läßt, wenn er auf seinem Spiralrundgang über seinem Ausgangspunkt[2]) wieder angekommen ist. Wenn nun nach dieser Verschmelzung des Vorder- und Hinterrandes der kammerbauenden Sarkode die Schalenwand zur Abscheidung und Erstarrung kommt, dann wird die neuangesetzte Kammer zu einer einheitlichen nodosaroiden, die nur noch durch die Gestaltung ihrer Mündungswand und ihre eventuelle axiale Windungsspindel ihre ursprüngliche schraubenspiralige Anlage erkennen läßt.

Als Belegstück für diese gemutmaßte Ableitung der genannten Clavulinen von *Turritellella* kann eine merkwürdige in keins der seitherigen Genera und Spezies passende Schale (Taf. XV Fig. 14) angeführt werden, die leider nur in einem einzigen, nur 0,144 mm großen Exemplar südlich Boavista, 50—160 m Tiefe (J.-Nr. 143 et 144) zusammen mit *Turritellella shoneana* (Siddall) erbeutet wurde, ich bezeichne sie vorläufig als *(Turriclavula) interjecta* Gen. nov. sp. nov. Man glaubt beim ersten Anblick eine *Turritellella shoneana* (Siddall) vor sich zu haben, dreht man die Schale aber um ihre Achse so zeigt sich, daß wie bei *Clavulina* die schraubenspiralig angelegten Kammerwände auf gleicher Etage ineinanderlaufen; das Primordialende der gefundenen Schale ist noch nicht mehrreihig wie bei *Clavulina* sondern die ganze Schale ist uniform einreihig

[1]) Die als Fig. 14—16 bei Brady loc. cit. abgebildeten Formen scheinen mir nicht mit den anderen zusammen, sondern eher zu *Bigenerina nodosaria* d'Orb. zu gehören.

[2]) Der Endmündung nämlich, von der er ausgeflossen ist.

gebaut, so daß sie die Organisationsstufe der Nodosinelliden einnimmt und als sonderbarer Fremdling in diese Familie eingestellt werden müßte, wenn sich nicht etwa in einer mikrosphärischen Generation, wie ich für möglich halte, noch späterhin Schalen mit mehrreihigen Kammern am Primordialende finden sollten[1]). Da nur ein Exemplar vorliegt, sehe ich von einer systematischen Einreihung ab und erwähne nur noch zur Erleichterung einer Wiedererkennung, daß die gefundene Schale eine häutige Schalenwand mit recht spärlich aufgelagerten, sehr kleinen Fremdkörperchen und in ihrem Polarisationsbilde keine doppelt brechenden Bestandteile besitzt; eine dünne Axialspindel schimmert im Kanadabalsam durch die aufgehellte Kammerwand hindurch.

5. Der Acervulinentypus.

Die Eigenart des Acervulinentypus besteht darin, daß die späteren Kammern sich ganz unregelmäßig auf die voransgegangenen Kammern auflegen; die Kammern des Primordialendes können dabei regelmäßig spiral oder sonstwie angeordnet sein, von einem gewissen, für die verschiedenen Formen verschiedenen Alter ab, treten die Kammern als unregelmäßige Haufen auf, welche den früheren Schalenteil in einer Richtung oder auch allseitig umgeben. Wie bei dem zyklischen Typus, der auch sonst dem Acervulinentypus sehr nahesteht, die sogenannten Unterkämmerchen, so werden diese späteren in Haufen auftretenden »acervulinen« Kammern nicht mehr eine nach der anderen, sondern fraglos in größerer Zahl gleichzeitig an der Peripherie zur Anlage gebracht (= multipler Kammeransatz).

Dieser Typus kann auf zweierlei Weisen entstehen, nämlich:

Erstens dadurch, daß durch eine übermäßige Vergrößerung der Wandporen die Beibehaltung einer besonderen Kammermündung in den späteren Kammern hinfällig wird und darum die Wandporen selbst zum Austritt der kammerbauenden Sarkode benutzt werden müssen. Dieser Fall ist bei den Tinoporinen verwirklicht.

Zweitens kann der Acervulinentypus dadurch veranlaßt werden, daß bei den späteren Kammern neben der ursprünglichen Kammermündung neue akzessorische Mündungen auftreten, welche die gleiche Größe wie die ursprüngliche Kammermündung annehmen. Dies ist z. B. bei *Globigerina helicina* d'Orb der Fall.

In diesen beiden ursprünglich verschiedenartigen Fällen existieren dann beim Ausfluß der kammerbauenden Sarkode nur gleich große Öffnungen, aus welchen die Sarkode allwärts gleich gut ausfließen kann, so daß nun auch allwärts, wo sich solche Öffnungen befinden, nach unseren früheren Erörterungen (cf. p. 64) Kammern angesetzt werden müssen und darum bei jeder neuen Kammerbildungsperiode jedesmal ein größerer oder kleinerer Haufen von Neukammern zum Ansatz gelangt. Weitere Details bitte ich unten bei Besprechung der Tinoporinen und derjenigen der *Globigerina helicina* nachsehen zu wollen.

[1]) Alsdann könnte die Form bei *Chavulina* eingestellt werden.

Materialien des Schalenbaues.

Als Ausgangspunkt für die Schalenwandbildung kann eine gallertige, protoplasmatische[1]) oder pseudochitinige Hülle angesehen werden, die als Schutzorgan den Weichkörper ihres Trägers zeitlebens umschließt, und den Pseudopodien auf irgend eine Weise, sei es in wenigen primitiven Fällen durch einfache Durchbrechbarkeit, sei es in weitester Verbreitung durch bestimmte Öffnungen, Mündungen oder Poren Auslaß gewährt. Beständigkeit und Durchlässigkeit für die Pseudopodien sind die Merkmale, welche diese Hüllen von den vorübergehenden, allseitig geschlossenen Cystenbildungen trennen, wie sie von Haeckel für *Protomyxa aurantiaca* H. unter den *Nuda* zur Zeit der Schwärmerbildung nachgewiesen werden konnte (Haeckel **68** p. 71 bis 90 t. 2).

In der Subfam. *Myxothecinae* (Rhumbler **03** p. 196—202) unter den Saccamminiden besitzt die nachgiebige Gallerthülle noch keine besondere Mündungen, sondern kann an beliebigen oder auch bestimmteren Stellen von den Pseudopodien durchbrochen werden; das ändert sich bei den *Allogromiinae* (loc. cit. p. 202—215), wo ein oder seltner zwei Auslaßöffnungen, die sogenannten Mündungen konstant werden und es dann auch für die übrigen Formenreihen bleiben.

Die geschilderten Hüllen erfahren weitere Festigung auf zweierlei Weise, entweder durch Auf- oder Einlagerung von festerem Fremdkörpermaterial, oder durch Beimengungen von Abscheidungsprodukten des Körpers selbst, unter denen vor allen Dingen Kalziumkarbonat die hervorstechendste Rolle spielt.

Wir betrachten zunächst die Schalen, deren Wände aus Fremdkörpermaterial zusammengesetzt sind.

A) Wandstruktur der Fremdkörperschalen[2]).

Schon bei Myxothecinen und Allogromiinen finden sich gelegentlich auf der Außenseite der Hülle hinfällige Steinchen und sonstige Fremdkörper als Festigungsmittel aufgeklebt, die auch zu mehr oder weniger zusammenhängenden Inkrustationen aneinander schließen können, aber trotzdem den festen Zusammenhalt noch nicht besitzen, der sich dann als weitere Stufe (auf der Skala der Festigkeitsauslese) bei allen höheren Rhabdamminiden und allen übrigen Foraminiferen mit Sandschale einstellt. Der feste Zusammenhalt der die Schale weiter festigenden

[1]) So fand ich z. B. die Schalenhülle von *Lieberkühnia paludosa* (Cienk.) leicht in verdünnter Kalilauge löslich.
[2]) Vgl. hierzu auch: Bütschli »Protozoa« in: Bronn's Kl. Ordn., v. 1 1880 p. 18—35.

Fremdkörper wird durch ein erstarrendes pseudochitiniges, zuweilen auch kalkiges Zement besorgt, dem die Fremdkörper entweder ganz eingebettet sind, oder das sich nur zwischen den Berührungspunkten der wohl dicht, aber wegen der verschiedenen willkürlichen Gestalt doch nicht lückenlos, aneinanderschließenden Fremdkörpern abgelagert findet. Als Fremdkörper werden benutzt, vorwiegend kleine Quarz- oder Kalkkörnchen, seltener Schlamm, dann Abfälle tierischer Hartprodukte, sehr häufig Schwammnadeln, weniger oft leere Schalen von anderen kleineren Foraminiferen, seltener Korallenkrümel, Partikelchen von Molluskenschalen, Coccolithen, auffallend selten Diatomeenpanzer, die von Süßwassertestaceen so viel zu ähnlichen Zwecken benutzt werden, und schließlich noch mancherlei festes Kleinmaterial, das der Zufall den Tieren zuträgt, z. B. Körnchen vulkanischen Sandes bei *Psammonyx vulcanicus* Doederl. usw.

Die Verwendung der verschiedenen Fremdkörperkategorien ist sehr häufig keine regellose, sondern meist eine in engeren oder weiteren Grenzen für die Art oder zuweilen auch nur für das Individuum fixierte, so daß man nur sehr selten verschiedenartige Fremdkörpermaterialien in der gleichen Schale nebeneinander antrifft. So verschieden auch die meist ganz zufällige Gestalt der Fremdkörper sein mag, so fixiert erscheint die chemische Natur der Fremdkörper; so bevorzugt oder verwendet ausschließlich die eine Spezies Quarzkörnchen oder Kieselnadeln, die andere Kalkkrümel oder Kalknadeln; eine Dritte baut ihre Gehäuse noch exklusiver nur aus kieseligen, eine vierte nur aus kalkigen Schwammnadeln auf u. dgl. m.

Zum Teil mag die ausschließliche oder überwiegende Verwendung einer Fremdkörperart ihre einfache Erklärung durch das ausschließliche bzw. vorwaltende Vorkommen dieser Fremdkörperart an dem Fundort der betreffenden Tiere ihre Erklärung finden; diese Erklärung reicht aber nicht für die Mehrzahl der Fälle. Nicht alle Spezies sind in der Lage, das ihnen von beliebiger Fundstätte zur Verfügung gestellte beliebige Material zu verwenden, sie brauchen bestimmtes Material[1]), und fehlen dort, wo dieses bestimmte Material fehlt; so trifft man z. B. wie ich früher gezeigt habe (Zool. Jahrb., Syst., v. 24 p. 75) in dem Kalkdetritus der Korallenstrandbildungen von Laysan- und den Chatham-Inseln fast keine derjenigen Spezies, die ihr Gehäuse mit Quarzkörnchen bauen; nur kalkverwendende Spezies finden sich, die sich nicht bloß durch ihr Baumaterial, sondern auch durch sonstige Verschiedenheiten von ihren Quarzkörnchen sammelnden Verwandten anderer Gegenden als besondere Spezies dokumentieren (loc. cit. p. 24).

Soweit ich sehen kann, scheinen die phylogenetischen Verbindungen zwischen sand- und kalkschaligen Formen meist, vielleicht sogar ausschließlich, durch solche Formen vermittelt zu werden, die an Stelle der Quarzkörnchen vorwiegend oder ausschließlich von außen aufgesammelte Kalkkrümel in ihr Schalengefüge aufgenommen haben; mit der Aufnahme der Kalkkörperchen stellt sich dann auch ein Überwiegen der Verkalkung der Kittmasse selbst ein, welche den Ausgangspunkt für reine Kalkschaligkeit abgibt. Die kalkige oder kieselige Natur der Fremdkörper läßt sich durch den

[1]) Über die mechanische Ermöglichung der Auswahl bestimmten Baumaterials zwischen zur Verfügung stehenden verschiedenen Materialien cf. Rhumbler **98** p. 319; und p. 238.

Polarisationsapparat erkennen; Kalkkörperchen und Kalknadeln erscheinen bei gekreuzten Nicols hell, mehr oder weniger leuchtend (Taf. XIX, Fig. 3); Kieselnadeln verschwinden im Bilde; Quarzkörnchen leuchten in den verschiedensten Farben (Taf. XIX, Fig. 2).

Die braune Färbung, welche die nur selten farblose Kittmasse da, wo sie nicht vorwiegend aus Kalk besteht, in der Regel trägt, und die bei polythalamen Formen in den Erstlingskammern intensiver zu sein pflegt als in den späteren Kammern, rührt von einem Eisenoxydsalz her, wie man bei den verschiedensten Formen leicht durch die Berlinerblaureaktion nachweisen kann[1]); sie läßt sich durch die Einwirkung schwacher Säuren, wenn sie dem Einblick in das Schaleninnere im Wege stehen sollte, etwa durch Pikrinschwefelsäure leicht entfernen. Einige chemische Analysen, die Brady (**84** p. XIX u. XX) mitteilt, lassen erkennen, daß außer dem Eisenoxydsalz, das mit nicht bestimmten geringen Beimengungen von Aluminiumsalzen zusammen 2,4—16,3 Gewichtsprozente ausmachte, auch bei den sandschaligen Formen schon 2,9—7,3 % Kalziumkarbonat vorkommen, während der Kieselgehalt zwischen 76,1 und 94,7 % bei den untersuchten Formen, nämlich *Rhabdammina abyssorum, Hyperammina friabilis, Haplophragmium latidorsatum* und *Cyclammina cancellata*, schwankte.

Eine eigentümliche dunkle Violettfärbung zeigt die Kittmasse mancher besonders großen *Reophax*-Formen der Tiefsee, wahrscheinlich als Schutzfärbung; ihre chemische Natur ist noch nicht bekannt[2]).

Über die chemische Natur der Kittmasse läßt sich soviel mit Bestimmtheit sagen, daß sie dem Chitin nicht zugehört, denn sie löst sich (Rhumbler **94** p. 441—447), in heißer konzentrierter Kali- und Natronlauge ebenso glatt wie in heißen konzentrierten Mineralsäuren; dagegen ist sie in kochender Essigsäure unlöslich. Man sollte daher die Bezeichnung »chitinige Schalen, Chitinhäutchen usw. usw.« für die Foraminiferen[3]), für ein und allemal aufgeben. Auf Grund dieser und anderer Reaktionen habe ich 1894 (**94** p. 445) die Vermutung ausgesprochen, daß die Kittmasse den Hornsubstanzen (Keratin) zuzuzählen sei[4]), und hier vielleicht eine besondere neuartige Verbindung darstelle. Bütschli (**80** p. 91) sprach von protoplasmatischen Bindemitteln im Gegensatz zu chitinigen. Awerinzew (**03** p. 482) konnte dann an der organischen Grundmasse der Kalkschale von *Peneroplis*, die nach den Untersuchungen Winters (**07** p. 35—42) in ihrem chemischen Verhalten große Übereinstimmung mit den von mir angegebenen Reaktionen der Kittmasse arenoser Formen aufweist, mit Hilfe von Millons Reagens und durch die Xanthoproteinreaktion den Albuminoidcharakter der Kittmasse sicher feststellen. Er bezeichnet die Kittsubstanz der Süßwassertestazeen, die im wesentlichen mit derjenigen der Foraminiferen übereinstimmen dürfte, später (Awerinzew **07** p. 110) als »Pseudochitin«, und erkennt ihr innerhalb des Bereiches der Albuminioide die meiste Ähnlichkeit mit den Keratinsubstanzen zu; diese Auffassung wurde von Winter (**07** p. 42) bestätigt.

---

[1]) Cf. Rhumbler **94** p. 446.

[2]) Cf. Rhumbler **05** p. 104.

[3]) Ebenso aber auch für manche andere Gruppen (Würmer), deren sogenanntes Chitin kein Chitin im chemischen Sinne ist (cf. Fußnote p. 16). Chitin wird jedoch von Daday (**84** p. 472) für die Foraminifere *Entzia* behauptet.

[4]) Um Keratin selbst kann es sich nicht handeln, da Keratin in kochender Essigsäure löslich ist.

Im übrigen zeigen sich auch an ein und derselben Schale gewisse chemische und färberische Reaktionsverschiedenheiten an den Kittmassen verschiedener Schalenteile, was sich mit ihrer Verwandtschaft zu den Keratinsubstanzen, wie Awerinzew hervorhebt, gut verträgt, da diese wie alle Albuminoide sich je nach ihrem Alter zu Säuren, Alkalien, und selbst zu verdauenden Fermenten verschieden verhalten.

Bei *Saccammina sphaerica* M. Sars. konnte ich ein verschiedenes Färbeverhalten zwischen der Kittmasse, welche die größeren Bausteinchen zusammenhält und derjenigen, welche die Fugen und Lücken zwischen ihnen nach außen ausglättet, konstatieren; die ausglättende färbt sich in Methylgrün-Eosin[1]) in den weitaus meisten Fällen sehr stark violett, blaugrün oder grün und bleibt nur in seltenen Fällen, offenbar nur bei alten Gehäusen oder alten Gehäuseteilen, ohne Farbe, während die Kittmasse, welche die Bausteinchen mit ihren Ecken und Kanten zusammenhält, niemals irgend welche künstliche Färbung annahm[2]) (Rhumbler **95** p. 443). Die gegen den Farbstoff reagierende Kittsubstanz habe ich mit dem besonderen Namen »Mörtelmasse« bezeichnet; sie enthält nämlich bei *Saccammina* ganz außerordentlich kleine Steinchen eingelagert, so daß sie mit ihnen gemeinsam eine Bindemasse, ähnlich dem Mörtel unserer Mauern, der ja auch mit feinem Sand versetzt ist, darstellt, und sie füllt außerdem, wie der Mörtel eines Mauerwerks, die zwischen den größeren Bausteinen nach außen entstehenden Fugen aus (Taf. I Fig. 5 A). Die gegen den Farbstoff resistente Kittmasse im engeren Sinne enthält dagegen niemals kleine Steinchen in ihrem Inneren eingelagert — selbst da nicht, wo ihre Schicht dick genug wäre, solche massenhaft in sich einzuschließen — sie findet sich in den zentralen Wandteilen — zwischen den aneinanderstoßenden Ecken und Kanten der größeren Bausteinchen, wie dies für *Psammonyx* in Fig. 24 (K) Taf. III abgebildet ist.

Kitt- und Mörtelmasse sind, so lange sie nicht mit Kalk imprägniert sind, für sich genommen optisch einfach brechend, verschwinden also im Polarisationsbild bei gekreuzten Nicols.

Da, wo in der Kittmasse der Kalk erheblich vorwiegt, wie bei einigen Textuliniden (Taf. XV Fig. 1, 2, 15, 16), bei manchen Haplophragmien Taf. XXIV Fig. 12, 14, 15) und Trochamminen (Taf. XXV Fig. 6) und bei *Craterularia* (Taf. XXV Fig. 10) nimmt die Schale oftmals eine weiße, statt der sonst üblichen braunen Färbung an; die weiße Färbung wird dann sehr häufig noch durch das Vorwiegen von kalkigen (weißen) Fremdkörpern innerhalb der kalkigen Kittmasse verstärkt; doch wäre es durchaus unrichtig, nur weißlich gefärbten Fremdkörperschalen einen höheren Kalkgehalt zuzuschreiben; auch stark kalkhaltige Fremdkörperschalen können gelbbraun bis braun sein; so ist z. B. die in der Regel ausgesprochen gelblich bis braun gefärbte *Textularia agglutinans* (Taf. XIV Fig. 19—21) doch so stark mit Kalkbeihilfe aufgebaut, daß nach Säureentkalkung nur ein Schalenhäutchen neben einzelnen verschwindend kleinen Mineralkrümeln übrigbleibt (Taf. XIV Fig. 18); das Polarisationsbild solcher gefärbter

[1]) Rhumbler in: Zool. Anz. 1893 p. 47.

[2]) Ähnliche Differenzen im Färbungsvermögen, zu dem noch verschiedenes Verhalten gegen Säuren und Alkalien hinzutritt, hat Winter (**07** p. 40) auch bei dem kalkschaligen *Peneroplis* nachgewiesen. Die Kittsubstanz entspricht dem gelben Schalenhäutchen, die Mörtelmasse (hier aber natürlich ohne Steincheneinlagerung) der braunen Masse bei *Peneroplis*, die zum nachträglichen Verkleben von Defekten und zur Ausfestigung im Inneren verwandt wird.

Kalkkörperschalen (bei gekreuzten Nicols) erhält eine bräunliche Färbung; wie die Taf. XIV Fig. 11 bei gewöhnlichem, und Taf. XIX Fig. 3 bei polarisiertem Licht abgebildete Schale von *Bigenerina nodosaria* zeigt; ihre Kalknatur bleibt aber trotzdem unverkennbar, da eine Einlagerung von Quarz verschiedene Farben durch Lichtdrehung zum Aufleuchten bringen müßte, wie in Fig. 2 Taf. XIX; und reines Pseudochitin überhaupt kein Bild hervorbringen, sondern unter gekreuzten Nicols verlöschen, d. h. unsichtbar, ebenso dunkel wie das Gesichtsfeld, werden müßte. Nicht uninteressant ist es, daß sich bei den primitiveren Kalkkörperschalen noch keinerlei Andeutung eines dunkleren Kreuzes im Polarisationsbilde zeigt (Taf. XIX Fig. 3), während bei den höheren Formen, die den Übergang zu reinen Kalkschalern vermitteln, ein mehr oder weniger dunkles Polarisationskreuz hervorglimmt (cf. unten, bei *Haplophragmium canariense*; und bei *Hapl. globigeriniforme*). Bei den primitiven kalkigen Fremdkörperschalen ist der Kalk noch nicht seiner optischen Achse nach orientiert, während dies bei den höheren Übergangsformen bereits der Fall ist und bei den exquisiten Kalkschalen derselben Stammlinien, die gar keine Fremdkörper mehr in ihre Schalenwand aufnehmen, dann auch durchaus zum Gesetz wird; auch hierin liegt ein Hinweis auf die engen Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den höheren Typen der Fremdkörperschalen und den entsprechenden Kalkschalern.

Der strukturelle Aufbau der Gehäusewand aus Fremdkörpern und Kittmasse kann bei den verschiedenen Formen ein äußerst verschiedener sein, und ist manchmal selbst bei Vertretern derselben Spezies nicht in gleicher Weise durchgeführt, z. B. nicht bei allen Exemplaren der *Reophax guttifera* (Taf. VIII Fig. 13—19). Diese Verschiedenheiten können in einer verschiedenartigen Anordnung des Fremdkörpermaterials oder in einem verschiedenen Mengenverhältnis von Kittmasse und Fremdkörpermaterial und schließlich in einer Zwischenmengung von sogenannten Pseudofremdkörpern zwischen die eigentlichen Fremdkörper bestehen.

1. Lokale Verschiedenheiten der Wandstruktur bei ein und derselben Schale.

Meist ist die Wand in ihrer ganzen Dicke und in ihrem ganzen Verlaufe von einheitlichem Charakter, zuweilen aber nicht. Daß die inneren Wandpartien zwischen den Steinchen nur Kittmasse aufweisen können, während die Außenfugen von einer besonderen mit kleinsten Steinchen durchsetzten Mörtelmasse ausgeglättet werden, wurde für *Saccammina* (Taf. I Fig. 5, 6, 9) schon erwähnt, gilt aber auch für manche andere Formen, z. B. für *Proteonina amblystoma* sp. nov. (Taf. II Fig. 6) und für manche Exemplare von *Reophax guttifera* (Taf. VIII Fig. 15, 17, 18).

Bei *Psammonyx* (Taf. III Fig. 24, 25) findet sich eine innere Schwammnadelschicht, während die äußeren Wandpartien fast ausschließlich aus Mineralkörnchen zusammengesetzt sind, ohne daß jedoch die beiden Schichten sich scharflinig gegeneinander absetzen. Sehr auffällig ist bei einzelnen, wahrscheinlich ursprünglich festsitzenden, Formen, daß ihre Oberseite mit Hilfe größerer Bauelemente, Fremdkörper oder Pseudofremdkörper, zusammengesetzt sein kann, als ihre Unterseite, die jedenfalls festsaß, z. B. bei dem Taf. I Fig. 10a, b abgebildeten Exemplar der *Saccammina socialis*, ferner bei *Haplophragmium globigeriniforme* (Taf. XXIV Fig. 16 a—b);

bei *Trochammina squamata* (Taf. XXIV Fig. 19 a—b; 20 a—b), und bei *Trochammina separans* sp. nov. (Taf. XXV Fig. 4 a—b[1]).

Ein sehr eigentümliches Verhalten zeigt die von mir anderenorts beschriebene *Vanhoeffenella gaussi* (Rhumbler **05** p. 105 f. 9), indem sie die Ober- und Unterseite der Zentralscheibe ihres sternförmigen *astrorhiza*-ähnlichen Gehäuses mit glasklaren Fenstern dadurch ausstattet, daß sie auf diesen Stellen nur farblose Kittmasse ohne jedes Steinchen als Wand einsetzt, während die übrigen Teile der Schalenwand in gewöhnlicher Weise aus Mineralkörperchen aufgebaut sind.

2. Mengenverhältnis von Fremdkörpern und Kittmasse.

Das Mengenverhältnis von Fremdkörpern und Kittmasse ist bei den verschiedenen Formen und Gruppen großen Schwankungen unterworfen, zeigt aber für die gleiche Spezies eine ziemliche Konstanz. Die *Myxothecinae* besitzen eine Gallerthülle, die offenbar als eine nicht erstarrte Kittschichthülle aufgefaßt werden muß, da sie nach Belieben von Pseudopodien durchbrochen werden kann, und die zuweilen Fremdkörper trägt, zuweilen ganz nackt ist. Die Schale kann also hier einzig und allein aus Kittmasse bestehen. Bei den *Allogromiinae* ist die Hülle erstarrt, trägt eine oder wenige konstante Mündungen, sie bleibt auch hier entweder nackt oder enthält aufgeklebte Fremdkörper, Pseudofremdkörper oder selbst abgeschiedene Plättchen (Kalk?), von denen gleich noch einmal die Rede sein wird. Bei den übrigen arenosen Formengruppen werden die Fremdkörper zu einem regelmäßigen Besitz, und nur in einem mir bekannten Falle sinkt die Schale auf einen rein pseudochitinigen Zustand zurück. Es ist die in anderen Foraminiferenschalen sich einnistende, später beschriebene *Hospitella fulva* (Taf. IX Fig. 3—7), die zweifellos nur von einer sandschaligen Form phylogenetisch abgeleitet werden kann, durch ihr mehr geschütztes Vorkommen in anderen Schalen aber von einer Fremdkörperverstärkung der Wand Abstand genommen hat, vielleicht aber auch von ihrem Sitz aus Fremdkörper überhaupt nicht mehr erreichen kann.

In manchen Fällen bleibt trotz der Beihilfe des Fremdkörpermaterials doch ein einheitlicher Zusammenhang der Kittsubstanz in Gestalt hautartiger Entwicklung gewahrt; so stellt die sehr primitive *Tolypammina schaudinni* eine Pseudochitinröhre dar, der äußerlich ohne besondere Anordnung mehr oder weniger zahlreiche Fremdkörper aufgeklebt sind; auch bei höherstrukturierten Sandschalern kann die Kittmasse die Innenseite der Wände mit einer kohärenten Tapete ausstatten, auf der die Fremdkörper dann in dünnerer oder dickerer Schicht, unregelmäßig oder auch regelmäßiger aufgelagert sein können. Die Pseudochitintapete wird dann als »Schalenhäutchen« bezeichnet und wird in dieser Form bei vielen Textuliniden (Taf. XIV Fig. 18), und bei manchen Trochamminiden angetroffen. Allgemein ist der Besitz des Schalenhäutchens, auch für die höheren Formen keinenfalls; er fehlt z. B. bei der Taf. XIV Fig. 17 im entkalkten Zustand abgebildeten *Bigenerina nodosaria;* über die systematische Verbreitung dieses Schalenhäutchens bei den Arenosen läßt sich zurzeit nichts Sicheres angeben; vereinzelt findet es sich schon bei den Saccamminiden, wie die Taf. I Fig. 4 abgebildete *Lagenammina laguncula* nov. zeigt.

[1]) Eine ähnliche Verschiedenheit der Steinchengröße auf der Ober- und Unterseite kommt auch bei einzelnen Süßwassertestaceen vor, und wurde früher von mir für eine *Centropyxis* sp. berichtet (cf. Rhumbler **98** p. 295 f. 77).

Ein gewisser einheitlicher Zusammenhang der Kittmasse bleibt auch dann gewahrt, wenn sie in dicker Schicht zur Abscheidung kommt und nur eine geringe Zahl von Fremdkörpern in ihrem Inneren eingelagert, nicht also äußerlich aufgelagert enthält, wie in den seither genannten Fällen[1]). Dabei erreicht die Außenwand eine besondere Glätte, da die eingelagerten Steinchen aus der Kittsubstanz nicht heraussehen, wie sich an dem Taf. IV Fig. 8 abgebildeten Exemplar der *Gordiammina charoides* erkennen läßt. Diese Außenglätte bleibt auch dann erhalten, wenn sich eine denkbar große Zahl von Fremdkörpern in die Kittmasse selbst einlagert, so daß die Fremdkörper trotz ihrer großen Anzahl allseitig von Kittmasse eingehüllt sind; es entsteht unter solchen Umständen ein dichtes Mauerwerk mit polierter Außenfläche, wie es beispielsweise *Webbinella clavata*[2]) in Fig. 1 Taf. I, ferner *Ammodiscus incertus* (Taf. IV Fig. 6), ferner *Ammochilostoma* und im ganzen dünnwandiger entwickelt, auch mancher Vertreter des Genus *Haplophragmium* (Taf. XXIV Fig. 4, 8; Taf. XXV Fig. 1) und vor allen Dingen in größerer Ausdehnung das Genus *Trochammina* (Taf. XXIV Fig. 19—21; Taf. XXV Fig. 4—6) zeigt.

Tritt dagegen die Menge der Kittmasse gegen diejenigen der Steinchen zurück, so stellt die Kittmasse ein Maschenwerk dar, das die alsdann frei nach außen vorstehenden Fremdkörper zwar auch zu einem Mauerwerk zusammenhält, aber ihre Zwischenfugen nicht abglättet, so daß das sogenannte »rauhsandige« Gepräge entsteht, das zerstreut in fast allen Gruppen der Arenosen vorkommt (Taf. VIII Fig. 2; Taf. XIV Fig. 13; Taf. XXIV Fig. 3 u. a.).

Nimmt die Menge der Kittmasse noch weiterhin ab, dann reicht sie nicht mehr aus, die Fremdkörper in ihrem ganzen Umfange aneinanderzuketten, sie lagert sich dann nur zwischen die Berührungskanten und Ecken der Fremdkörper ein, wie das auf Taf. III Fig. 24 bei *K* zu sehen ist. Die Wand wird bei solcher Bauart undicht und hält weniger fest zusammen, ihre strukturelle Unfestigkeit und z. T. wohl auch ihre Undichtigkeit wird aber in solchen Fällen dadurch wett gemacht, daß die Schalenwand sehr dick hergestellt wird, und stets außerordentlich viel Steinchen oder andere Fremdkörper übereinandergeschichtet enthält. Dieses Gepräge der Wand findet sich bei den Astrorhizinen und bei *Psammonyx;* da sich hierbei die Kittmasse mit ihrer häufigen Braunfärbung den quantitativ weit überwiegenden Fremdkörpern gegenüber keine Geltung verschaffen kann, so wechselt die Färbung je nach der Natur der lokal zur Verfügung stehenden Fremdkörper hier mehr als bei anderen Formen. Bei großer Feinheit des mineralischen Materials wird die Schalenwand schlammig (manche Astrorhizen und Pelosinen) und trägt dann die Färbung des Schlammes der Umgebung.

Die vorstehende Aufzählung entspricht keiner phylogenetischen Abfolge, sondern ist nur nach beschreibungstechnischen Rücksichten geordnet; die verschiedenen Ausbildungsweisen gehen im System stark durcheinander, und können unter Umständen bei der gleichen Spezies in gewissem Umfange wechseln.

[1]) Ich glaube, daß in solchen Fällen die Kittmasse im Speziellen der bei *Saccammina* angetroffenen »Mörtelmasse« entspricht, da diese allein die Fremdkörper voll umfließt und sie dadurch in sich einschließt. Zu diesem vollständigen Einschluß sind besondere physikalische Eigenschaften erforderlich, die der gewöhnlichen Kittsubstanz fehlen (cf. Rhumbler **02** p. 261).

[2]) Man findet bei *Webbinella* aber auch häufig noch solche Schalen, die nur stellenweise dieses Mauerwerk, stellenweise dagegen eine ausschließlich aus Kittmasse hergestellte Wand besitzen.

3. Pseudofremdkörper und selbstabgeschiedene Plättchen.

Pseudofremdkörper[1]) oder besser ausgedrückt »Pseudolithen« und selbstabgeschiedene Plättchen innerhalb der Gehäusewand sind bei Süßwasserrhizopoden in größerem Umfange bekannt; sie fehlen aber auch bei Foraminiferen nicht.

Die sogenannten »Pseudoquarze«, denen Penard zuerst als Konstituenten von Testaceenschalen nähere Aufmerksamkeit schenkte, sehen Quarzkörnchen äußerst ähnlich, haben aber in der Regel deutlich abgerundete Ecken und Kanten und sind meist bläulich-grün von Farbe; ihr Hauptcharakteristikum ist aber wohl eine der Gehäusewand konforme Wölbung, welche namentlich bei größeren Plättchen, die an stark gekrümmten Wandflächen liegen, sehr auffällig ist. Wie ich anderenorts zeigen konnte, lassen sich die Pseudoquarze im polarisierten Licht daran erkennen, daß sie nichts von dem Farbenspiel zeigen, welches Quarzkörnchen infolge der dem Quarz eigentümlichen Drehung der Polarisationsebene auszeichnet; bei gekreuzten Nicols werden sie unsichtbar, während die Quarzkörnchen in allen Farben erstrahlen. Derartige vom Weichkörper selbst abgeschiedene »Pseudoquarze«, wenigstens Gebilde von gleichem Aussehen und optischem Verhalten, habe ich neben unzweideutigen Quarzsplittern mehrfach in besonders dünn- und glattwandigen Foraminiferenschalen angetroffen, z. B. bei *Ammochilostoma pauciloculata* (Taf. XVIII Fig. 17) und bei manchen Trochamminen (Taf. XXIV Fig. 19; Taf. XXV Fig. 4a), bei deren dünnhäutigen Vertretern sie die weiteste Verbreitung besitzen dürften, ohne jedoch bei anderen glattwandigen Schalen irgendwie ausgeschlossen zu sein.

Fig. 19b Taf. XXIV zeigt bei einer *Trochammina squamata* das typische Verhalten solcher Pseudoquarze. Die als Rest der abgebrochenen Endkammer stehengebliebene Haut ist ganz außerordentlich dünn; die in ihr eingebetteten Pseudoquarze sind dagegen relativ groß, sie müssen, da sie nirgends über das Hautniveau hervorragen, gleichfalls außerordentlich dünn sein, und weisen dadurch schon darauf hin, daß sie kaum als Fremdkörper von außen aufgenommen sein können, denn derartig dünne und große Plättchen ohne optische Doppelbrechung findet man nach meiner Erfahrung in Grundproben nicht.

Zuweilen glaube ich eine geringgradige Doppelbrechung an ähnlichen, unregelmäßigen dünnen Plättchen mit gerundeten Kanten und Ecken wahrgenommen zu haben, so daß möglicherweise auch mit Pseudofremdkörpern anderer, vielleicht kalkiger Natur, zu rechnen ist; doch vermochte ich derartige Gebilde nicht scharf von anderen kalkigen Fremdkörpern zu trennen, die als sehr dünne Splitter auch frei in Grundproben angetroffen werden. In Betracht käme hierbei die im systematischen Teil beschriebene *Trochammina perforata* und *Craterularia*.

Während es sich bei den seither genannten Pseudolithen um Abscheidungen von unbestimmter Gestalt handelt, die mit wirklichen Fremdkörpern vermengt, die Schalenwand zusammensetzen helfen, treten in allerdings nur wenigen Fällen auch selbstabgeschiedene Körper von bestimmterer Form auf; so besitzt unter den *Allogromiinae* das Genus *Diplogromia*[2]) eine zweischichtige Schalenwand, deren Außenschicht von rundlichen, wurm- oder stäbchenförmigen, wahrscheinlich kieseligen Körperchen durchsetzt ist, neben denen sich zuweilen auch noch

[1]) Über Pseudoquarze bei Süßwasserrhizopoden vgl.: Penard, E. in: Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genéve, v. 31 1890 p. 16, 17; ferner: Rhumbler in: Zschr. wiss. Zool., v. 61 1895 p. 96—99.

[2]) Über die Genera *Diplogromia* und *Rhynchogromia* und deren Literatur cf. Rhumbler **03** p. 212—215.

Fremdkörper eingelagert finden. Ähnliche Formen, daneben aber auch plättchenartige Gebilde, finden sich bei *Rhynchogromia;* hier erweisen sie sich aber als optisch doppeltbrechend und sind darum jedenfalls als Kalk anzusprechen; in beiden Fällen sind diese Einlagerungen außerordentlich klein im Verhältnis zur Schale. Größere Dimensionen zeigen dagegen die auffälligen fraglos kalkigen, zwiebackähnlichen Plättchen der *Carterina spiculotesta* (Taf. XXV Fig. 7—9), deren starke Doppelbrechung in dem Polarisationsbilde Taf. XIX Fig. 11 zur Aufzeichnung gekommen ist. *Carterina* steht unter ihren Verwandten mit diesen Plättchen ganz isoliert, doch wird man die Plättchen von kalkigen Pseudolithen ableiten dürfen, die eine bestimmtere Formgestalt angenommen haben. Die *Carterina*-Plättchen, die mit spärlichen Fremdkörpern untermischt sein können, sind in den früheren kleineren Kammern in der Regel durchschnittlich kleiner als in den späteren größeren Kammern.

Ähnliches gilt als Regel, nicht aber als ausnahmsloses Gesetz, auch für exquisite Fremdkörperschalen. Die Fremdkörper sind in den früheren kleineren Kammern im Durchschnitt gewöhnlich kleiner als in den späteren größeren Kammern[1]).

4. Labyrinthische Schalenfüllung.

Eine weitere besondere Eigentümlichkeit, die sich vorwiegend bei rauhwandigen und dicken Fremdkörperschalen verschiedener Genera, zuweilen aber auch, wie ich an *Reophax*-ähnlichen größeren Formen der Antarktik (Gauss-Expedition) feststellen konnte, an relativ dünnwandigen Schalen findet, ist die sogenannte labyrinthische Ausgestaltung des Schalenhohlraumes. Die Innenseiten der Gehäusewand bilden hierbei eigentümliche regelmäßige bis ganz unregelmäßige netzartige oder labyrinthisch verwirrte Einwüchse, so daß der Schalenhohlraum selbst mehr oder weniger, zuweilen auf ein erstaunliches Minimum zusammengeengt wird, das zuweilen nur noch ein unregelmäßiges Gewirr von kleinen Spalt- und Hohlräumen für den Weichkörper offen läßt (Taf. XV Fig. 9, 20). Die Einwüchse zeigen die gleiche Struktur wie die Außenwand. Die labyrinthische Schalenfüllung, die beispielsweise bei den Genera *Botellina, Haplostiche, Bdelloidina, Cyclammina* und auch bei einzelnen Spezies von *Textularia* und *Clavulina* angetroffen wird, hat jedenfalls ihr Analogon in der starken Zusammenhäufung von Sterkomen in dem Weichkörper vieler anderen Arenosen[2]); ihr Zweck scheint außer in einer Schalenwandverstärkung bei extensiver Ausbildung wie bei der Beladung mit Sterkomen in einer Schwermachung der Schale zu suchen sein; damit die Schale fester an ihrem Orte ruht und sie bei Reizung der Pseudopodien etwa durch Angriffe nicht nach dem Ort der Gefahr hingeschleift wird, sondern den konstrahierten Pseudopodien einen durch ihre Schwere festgelegten, stabilen Unterkunftsort gewährt.

Daß eine derartige Stabilisierung der Schale auch sonst angestrebt wird, zeigt das häufige Vorkommen von festsitzenden oder festgewachsenen Schalen, die eine weit

[1]) Cf. die genaueren Angaben für *Ammodiscus incertus* und *Carterina* im systematischen Teil.

[2]) Auch bei den *Xenophyophora* F. E. Schulze's.

zerstreute Verbreitung bei den arenosen Formen besitzen (Taf. I Fig. 1, Taf. IV Fig. 1, 5), aber im Einklang mit dieser Deutung nicht auf diese beschränkt sind, sondern auch hier die Lage stabilisierend fast ebenso oft bei Kalkschalern vorkommen (z. B. Taf. IX Fig. 16, 17).

5. Doppelte Hüllen.

Geschichtete Hüllen wurden für *Psammonyx* und *Diplogromia* bereits erwähnt; in einzelnen Fällen, deren Zahl sich bei weiterer Kenntnis noch vermehren dürfte, kommt es aber zur Ausbildung von zwei verschiedenartigen Hüllen. Bei *Saccammina sphaerica* ist der Weichkörper in eine besondere Gallerthülle eingebettet (Rhumbler **94** p. 474—485), welche von dem äußeren Fremdkörpergehäuse durch einen deutlichen Zwischenraum getrennt ist; in ähnlicher Weise besitzt auch *Echinogromia* (Schröder **07** p. 345) eine innere sackartige Gallerthülle und eine äußere, von ihr getrennte Fremdkörperschicht, die hier aus einem weitmaschigen Schwammnadelfilz besteht, zwischen welchem die Innenschalen allwärts ungehindert hindurch blickt. Die innere Gallerthülle besitzt bei *Saccammina* eine oder selten zwei, bei *Echinogromia* dagegen mehrere Mündungen; erstere, um durch die eine (selten 2) Mündung der äußeren Schale hindurch, letztere um nach allen Seiten hin auf das weitmaschige Schwammnadelgerüst Pseudopodien ausschicken zu können.

6. Aufspeicherung des Baumaterials.

Über die Art der Aufspeicherung des zum Schalenbau benötigten Fremdkörpermaterials liegen für die Foraminiferen noch keine sicheren Angaben vor, man wird aber sicher nicht fehlgehen, wenn man annimmt, daß er sich hier ebenso wie bei den sandschaligen Testaceen vollzieht, bei denen die Vorgänge durch Gruber, Schewiakoff, Verworn, Rhumbler und Penard im ganzen aufgedeckt sind. Bei den Testaceen wird das Fremdkörpermaterial entweder im Innern des Weichkörpers oder vor der Schalenmündung aufgespeichert, bevor es von dem aus der Schalenmündung hervorquellenden Plasma zu einer neuen Schale, die hier für das sich später loslösende Tochterindividuum bestimmt ist, zusammengefügt wird; man unterscheidet diese beiden Speicherungsweisen als »intrathalame« und »extrathalame« (cf. Rhumbler in: Zschr. wiss. Zool. v. 57 p. 519).



Figur XXVII.
Haplophragmium globigeriniforme (Park. et Jones) auf der Sanddecke; Vergr.: 25:1 (nach Brady **84** t. 35 f. 11).



Figur XXVIII.
Miliolina circularis Bornem; unter einem Sandzelt.

Ich glaube, daß beide Speicherungsarten auch bei den Foraminiferen vorkommen, so deutet die Beobachtung Schaudinns (**94** p. 162), daß *Gordiammina (Ammodiscus) gordialis* (I. u. P.) vor der Fortpflanzung Kieselstückchen und Diatomeenschalen in ihr Plasma aufnimmt, auf ein wohl gleiches Verhalten während des gewöhnlichen Schalenwachstums hin, so daß wir dann bei dieser Form, der sich voraussichtlich sehr viele andere anschließen werden, eine intrathalame Aufspeicherung des Baumaterials vor uns hätten. Auch Fig. 23b Taf. VIII ist in gleichem Sinne zu deuten.

Eine extrathalame Aufspeicherung von Baumaterial wird bei denjenigen Formen anzunehmen sein, die vor ihrer Mündung eine sehr unregelmäßig gestaltete (offenbar von der jeweiligen Form der vor die Mündung getretenen Sarkode mit ihren Pseudopodiensträngen abhängige) Hülldecke aus Sand und sonstigen Fremdpartikeln vorgelagert erkennen lassen, wie dies Brady von *Haplophragmium globigeriniforme* (Brady **84** t. 35 f. 11), *Textularia aspera* (t. 44 f. 9), *Verneuilina propinqua* (t. 47 f. 13, 14), *Valvulina fusca* (t. 49 f. 14) und *Valvulina conica* (t. 49 f. 15) abgebildet hat. Bei den letztgenannten Valvulinen konnte ich mich an Exemplaren, die von Saccamminengehäusen weggenommen waren, durch zahlreiche Messungen überzeugen, daß die Steinchen der extrathalamen Sanddecken und diejenigen der fertigen Schalenwand von gleicher Größenordnung sind. Merkwürdig bleibt dabei nur, daß man ganz ähnliche Sandvorlagerungen, die die ganze Schale überziehen können, auch bei einigen derjenigen kalkschaligen Formen antrifft, die niemals Sandkörnchen in ihre Schalenwand einfügen; nämlich bei *Truncatulina lobatula* (cf. Brady **84** t. 95 f. 4 und 5) und bei kleineren, sonst kalkschaligen Miliolinen, z. B. *Miliolina circularis* Bornem. (Textfig. XXVIII) in weniger dichtem Zusammenschluß auch gelegentlich bei jungen Orbitoliten.

Bei den kalkschaligen Formen dienen offenbar die Sandvorlagerungen oder Sandzelte nur zum Schutz für die Hauptstämme der Pseudopodien und derjenige Sarkode, die zur Bewältigung der Nahrung sich der Schalenmündung vorzulagern pflegt, bei den sandschaligen Formen dagegen offenbar außerdem noch zur Herstellung der Schalenwand (Fig. XXVII).

Wie sich die Formgestaltungen der Foraminiferen der einfachen, früher erörterten, mechanischen Analyse fügen, genau so einfach läßt sich das Zustandekommen der verschiedenen Wandgefüge — ob dichtes, ob loses Mauerwerk, ob glatte oder rauhe Schalenwände, oder ob nur ein an seinen Berührungspunkten verklebter Schwammnadelfilz (*Echinogromia* und Innenschicht der *Psammonyx*) vorliegt — mechanisch erklären und mit geeigneten Flüssigkeiten, den man entsprechendes Baumaterial zugemengt hat, künstlich nachmachen; so baut sich ein Chloroformtropfen, dem man kleine Quarzkörnchen, Glassplitter, oder zerriebene Glaswollenfäden beigemengt hat, eine lückenlose Gehäusedecke aus diesen Materialien auf, sobald man ihn in Wasser einträgt; auch nicht ein Körnchen bleibt im Innern des Tropfens liegen. Derartige auf diese und entsprechende Weise künstlich erzeugte Tropfengehäuse sind bei gutem Gelingen schlechterdings nicht von Testaceen- und Foraminiferenschalen zu unterscheiden.

Da die hier in Betracht kommenden mechanischen Faktoren aber für die Systematik keine größere Rolle spielen, muß auf meine früheren diesbezüglichen Publikationen verwiesen werden (Rhumbler **98** p. 273—312 und **02** p. 256—263).

B) Die Schalenwand der Kalkschalen.[1])

1. Die kalkigen Bestandteile der Schalenwand.

Die Kalkschalen unterscheiden sich von den Fremdkörperschalen dadurch, daß die Ausfestigung der Schalensubstanz hier durch selbst abgeschiedenen kohlensauren Kalk herbeigeführt wird, während die Schalengrundmasse, die von dem Kalk allseitig durchdrungen ist, ihrer chemischen Natur nach die gleiche zu bleiben scheint, wie bei den Fremdkörperschalen (cf. pag. 89), Einlagerung von Kalk in der Kittmasse kommt auch schon bei sandschaligen Formen vor, die wir ja als Vorläufer der Kalkschaler anzusehen haben. Stromer (**06** p. 226) erbrachte den Nachweis, daß bei den genannten Sandschalern sowohl als bei den reinkalkschaligen Formen der Kalk in Form des »Calcites oder Kalkspates« auftritt, während von einigen Seiten, wenigstens für die imperforaten Kalkschaler das Vorkommen von Aragonit oder auch von einer Modifikation desselben, dem »Conchit« Miß Kelly's[2]), irrtümlicherweise behauptet oder vermutet worden war, was sich aber als unrichtig erwies. Die Kalzitnatur des in den »reinen« Kalkschalen enthaltenen Kalkes (ca. 86—94 %), war vorher schon von Lister (cf. Lister **03** p. 53, 54) nachgewiesen und ist neuerdings von Bütschli (**08** p. 112—114 Tabelle IV—VII) unter Anwendung aller Kautelen bestätigt worden. Der Kalzit enthält in der anorganischen Natur häufig neben dem $CaCO_3$, noch mehr oder weniger beträchtliche Beimengungen von isomorphem kohlensaurem Magnesia. Bütschli konnte dieses Salz auch in den organischen Kalziten nachweisen, und zwei Gruppen dieser Kalzite, nämlich eine mit relativ hohem, 5,08 bis 9,38 % und eine andere mit relativ niedrigem, 05—0,9 % $MgCO_3$-Gehalt unterscheiden. Während diese beiden Kalzitgruppen in anderen Ordnungen[3]) im allgemeinen recht scharf getrennt sind, scheinen bei den Foraminiferen die beiden Extreme nebeneinander vorzukommen, »soweit wenigstens die vorliegenden sehr unzureichenden Untersuchungen ein Urteil gestatten«. Der $MgCO_3$-Gehalt wechselt nämlich hier zwischen 0,3 und 12,52 %. Um einen näheren Anhalt hierüber und über die übrigen in den analysierten Schalen vorkommenden Mineralstoffe zu geben, bringe ich die von Bütschli kritisch zusammengestellte Tabelle nebenstehend zum Abdruck.

2. Polarisationserscheinungen[4]) bei kalkschaligen Foraminiferen.

Wie die Polarisationserscheinungen unter gekreuzten Nicols lehren, ist der Kalzit wohl nur bei kalkigen »Fremdkörperschalen« mit geringgradig verkalkter Kittmasse ohne besondere optische Orientierung in der Schalenwand abgelagert. Die betreffenden Schalen erscheinen bei gekreuzten Nicols infolge der Doppelrechnung des Kalzits einfach hell im dunklen Felde oft mit bräunlichen Färbungen, die von der gefärbten Kittmasse herrühren

[1]) Cf. hierzu Bütschli (**80** p. 21—28).

[2]) Die Bewertung des Conchits als besonderer Modifikation des Aragonit ist nicht unangefochten geblieben (cf. Bütschli **08** p. 25).

[3]) Die erste Calcitgruppe wird durch die *Calcispongia, Octocorallia, Echinodermata* und *Argonauta argo* vornehmlich vertreten, die zweite Calcitgruppe mit geringem $MgCO_3$-Gehalt findet sich bei *Lamellibranchiata* und *Gasteropoda*.

[4]) Die Polarisationserscheinungen bei arenosen Formen wurden früher (p. 89—91; 95) erwähnt.

Die seither bekannt gewordenen Analysen von kalkschaligen Foraminiferen nach Bütschli (08 p. 90).

Summe	Spezies	$CaCO_3$	$MgCO_3$	Phosphate	$Ca_3(PO_4)_2$	$CaSO_4$	Org. S.	H_2O	Fe_2O_3	SiO_2	P_2O_5	Bemerkungen
	Orbitolites complanata Lam. var. *laciniata* Brady											
100,24	» » Einzelne Schale (1) . . .	**86,46**	**12,52**	—	—	—	—	—	Al_2O_3 0,68	0,58	—	C. R. A. Wright u. J. T. Dunn (bei Brady **84** p. XVI—XXI). Wie getrocknet? Über H_2O und organ. Substanz keine Angabe. — Keine Angaben über Ausführung.
100	» » » » (2) . . .	88,2	8,8	2,7	—	—	—	—	—	0,3	—	
98,43	» » Mehrere Schalen zus. (3)	88,74	9,55	—	—	—	—	—	—	0,14	—	
98,52	» » Wie 3 aber vorher mit H_2O ausgezogen	87,91	10,50	—	—	—	—	—	—	0,11	—	
	» » duplex (Carp.) Brady . .	—	—	—	—	z. viel	0,13	1,70	—	—	—	Bütschli. 105° g. Org. S. dir., H_2O a. Verl. b. 400°.
99,66	*Biloculina ringens* Lam. (aus *Biloculina*-Schlamm)	—	—	—	—	—	—	—	—	10,60	—	Bei Brady (1884) unsicher ob Schlamm ganz entfernt.
	Biloculina sp.	92,05	—	—	—	—	—	—	—	7,61[1]	—	Schmelk bei Brady[1]) ist der in ClH unlösliche Rückstand. Nähere Angaben fehlen.
	Globigerina bulloides d'Orb.	—	Spur	—	—	mäßig	0	0,91	viel	Spur	—	Bütschli. Wasserverlust bei 400°. 105° getr.
100	» » »	93,14	0,57	—	0,28	0,29	1,50		1,72	1,57	—	Challenger Rep. Dazu unlösl. in Salzs. 0,93% s. An.
100	» » »	91,32	**0,30**	—	0,28	0,73	1,0		2,72	1,83	—	» » » » » » 1,82%
100	» » »	92,54	0,87	—	0,90	0,19	1,40		1,25	1,36	—	» » » » » » 1,49%
	Amphistegina lessonii P. J. B.	—	mäßig	—	—	nicht deutl.	0,17	1,52	Spur	—	nicht deutl.	Bütschli Org. S. dir. H_2O aus Verl. bei 400°; 105° getr.
100	» » » » »	92,85	4,90	1,95	—	—	—	—	Spur	0,30	—	C. R. A. Wright u. J. T. Dunn bei Brady (s. oben) da irgend ein Bestandteil in den Analysen durch Differenz bestimmt sein muß, so gilt dies wohl von der Magnesia. Keine näheren Angaben.
100	*Operculina complanata* (Defr.)	**93,6**	4,8	1,3	—	—	—	—	0,1	0,2	—	

[1]) *MgO. Fl. SO_3. K_2O. Na_2O. Cl.* nicht nachgewiesen.

(Taf. XIX Fig. 3); aber schon bei denjenigen Fremdkörperschalen, bei denen die Fremdkörper stark gegen die verkalkte Kittmasse zurücktreten, beginnt ein schwaches Polarisationskreuz aus dem hellen Schalenbilde hervorzuklimmen, so z. B. bei denjenigen Trochamminiden, die zu den *Rotaliaridae* überführen (*Craterularia* cf. auch oben p. 91). Im übrigen verhalten sich auf diesen ersten Stufen der Kalkschalenbildung die einzelnen Schalen der gleichen Spezies nicht immer gleich, die eine Schale kann ein scharf ausgeprägtes Kreuz zeigen, während eine andere der selben Spezies keine Andeutung eines solchen erkennen läßt. Dies verschiedenartige Verhalten läßt sich selbst noch bei den in betreff ihrer Verkalkung relativ hochstehenden Spirillinen konstatieren, so zeigt *Spirillina vivipara* Ehrbg. manchmal ein Kreuz, manchmal nicht (Taf. V Fig. 8—9); daß es sich bei dieser Unbeständigkeit der Erscheinung etwa bloß um verschiedenartige Einwirkung des Einbettungsmediums handeln könnte, glaube ich nicht; da sich das Polarisationskreuz bei allen höheren Kalkschalern, bei allen Nodosariden und Rotaliariden, mit großer Konstanz zeigt (Taf. XIX Fig. 5—10, 12, 14, 16), so daß sich nicht recht absehen läßt, warum nicht auch hier zufällige Beseitigungen des Kreuzes durch Einwirkungen des Einbettungsmediums vorkommen sollten.

Das Ausbleiben einer Kreuzbildung erklärt sich wohl vielfach dadurch, daß die Verkalkung noch zu schwach oder die Kalkwand nicht dick genug ist, um das Kreuz deutlich werden zu lassen. Bei den imperforaten Kalkschalern, also bei den Cornuspiren, Milioliniden, Orbitolitariden tritt das Polarisationskreuz oft weniger deutlich hervor, vielleicht meist wegen geringerer Pelluzidität der Schale, in einigen Fällen aber läßt sich direkt erkennen, daß die Armut an Kalzit die Kreuzbildung nicht zuläßt, wie z. B. bei der Taf. XIX Fig. 4 abgebildeten *Massilina crenata* (Karrer) var.: *eggeri* nov., bei welcher die Doppelbrechung sich überhaupt nur auf nebelartige Punkte in der Schalenwand beschränkt, so daß der Kalzit hier noch nicht zu einer kohärenten Masse zusammengeschlossen erscheint. In vielen Fällen ist aber auch bei den imperforaten Kalkschalern das Kreuz recht deutlich entwickelt (Taf. V Fig. 4; Taf. XIX Fig. 13); bei den durchsichtigen Schalen der perforaten Kalkschalern fehlt es, wie schon angedeutet, nie. Bei den monothalamen, spiralgewundenen Kalkschalern erscheint nur ein Kreuz, das seine Arme über sämtliche Spiralumgänge ausreckt (Taf. V Fig. 1, 3, 4, 8), bei polythalamen Formen hat jede Kammer ihr Kreuz für sich; doch kommen bei entsprechender Kammerlagerung Verschmelzungen von Kreuzarmen mehrerer Kammern vor[1]).

Diese Polarisationsbilder lehren, daß innerhalb der Kalkwand der Kalk in kristallinischem Zustand abgelagert ist und daß die einzelnen Kalzitkristalle in der Wand kugliger Kammern radiär, oder allgemeiner ausgedrückt, senkrecht zu den beiderseitigen (inneren und äußeren) Wandflächen gerichtet sind. Jede kuglige Kammer polarisiert daher wie ein Sphaerokristall[2])

[1]) Awerinzew (**03** p. 488) gibt auf seiner Taf. 24 in Fig. 21 ein Polarisationsbild angeblich von *Hastigerina*, das ich nicht recht verstehe, die ganze Schale, die einen kreisförmigen Umriß (?!) hat, zeigt nur ein Kreuz; hier müßte unzweifelhaft, wie auch loc. cit. p. 488 angegeben ist, jede Kammer ihr eigenes Kreuz besitzen.

[2]) Bütschli unterscheidet von den gewöhnlichen Sphaerokristallen der Literatur, die oben gemeint sind, noch »echte Sphaerokristalle«, die einheitliche Kristalle darstellen, in welchen die besonderen feinsten Strukturverhältnisse, die auch den gewöhnlichen Kristallen ihre charakteristischen Eigenschaften verleihen, nicht entsprechend einer Achse, sondern um ein Zentrum radiär orientiert sind (Bütschli **08** p. 26).

(Taf. XIX Fig. 5, 7, 8), der aus einer großen Zahl kleiner Einzelkriställchen oder Kristallnadeln zusammengesetzt ist, die alle mit ihren optischen Achsen radiär zum Zentrum des Sphaerokristalls (der also keine eigentliche Kristallbildung, sondern eine Kristalldruse von bestimmt gerichteten Kristallnadeln darstellt), gerichtet sind.

Verlassen die Kammern die Kugelgestalt, so werden auch die Kreuze in entsprechender Weise verzogen (Taf. XIX Fig. 6, 10, 12; Taf. XX Fig. 23a).

Es ist hierbei wichtig zu betonen, daß die Wände also nicht wie Ausschnitte aus Kristallindividuen polarisieren, sondern wie eine Vielheit gesetzmäßig angeordneter Einzelkriställchen. Die Wandbildung ist kein einfacher Kristallisationsprozeß, sondern die Wand wird vom Weichkörper modelliert; innerhalb der Wand schlägt sich dann aber der Kalk in bestimmter Orientierung, nämlich mit seinen Hauptachsen senkrecht zu den Wandoberflächen nieder.

Diese charakteristische Anordnung des Kalkes innerhalb der Schalenwand hat nun ebenso wie bekanntlich (cf. p. 54—66) die Kammerform selbst, keinerlei spezifisch vitale Faktoren zur Voraussetzung, das zeigen deutlich die Quecksilberexkreszenzen, bei denen die Quecksilberoxydulchromatkriställchen in deutlich erkennbarer Weise die gleiche radiäre Anordnung bzw. senkrechte Orientierung zu den Wandoberflächen aufweisen (cf. Textfigur VIb p. 51). Man kann sich folgende Vorstellung von der Kalkablagerung machen. Bei der ersten Kalkablagerung auf der Oberflächenschicht des Weichkörpers oder auch auf dem sogenannten inneren Schalenhäutchen wird sich an den Kalzitkriställchen eine »orientierte Adsorption« im Sinne O. Lehmanns[1]) abspielen; diese orientierte Adsorption ist eine Erscheinung, die durch ihre Polarisationsbilder zeigt, daß die Oberfläche von Glas und anderen Fremdkörpern eine ganz bestimmte Orientierung der Kristallstruktur innerhalb der dem Fremdkörper angelagerten Grenzschicht bewirken kann; diese Orientierung ist in unserem Falle die gleiche wie bei den Quecksilberoxydulchromatkristallen auf dem Quecksilber. Ist aber der Kalzit erst einmal in einer Schicht an der Grenzfläche zur orientierten Ablagerung gekommen, so bleibt diese Orientierung auch für die weiteren Kalzitablagerungen auf rein physikalische Weise ermöglicht, denn auch die Wände der Quecksilberexkreszenzen bauen ihre geschichtete Wand (Textfig. VI) Schicht für Schicht unter gleicher Kristallorientierung weiter, und was noch überzeugender ist, Kalkgebilde organischer Herkunft können auf künstlich anorganischem Wege unter Beibehaltung ihrer Kalkorientierung vergrößert werden; so machte Sollas die Beobachtung, daß sich an Nadeln von Kalkschwämmen, die er in Wasser, welches kohlensauren Kalk enthielt, hineinlegte, eine Kruste von Kalk bildete, deren Teilchen dieselbe optische Orientierung, wie die der Nadeln beibehielt; in analoger Weise lagert sich bei dem Fossilisationsprozeß von Echinodermenskelettteilen der kohlensaure Kalk ganz in der gleichen Orientierung an, wie dies bei der, während des Lebens gebildeten, Kalkmasse der Fall war (v. Ebner[2]).

Nicht uninteressant und von vornherein zu erwarten ist, daß sich die beschriebene Orientierung des Kalzites bis in die äußersten Spitzen der gewissen Foraminiferenschalen auf-

[1]) O. Lehmann **04** p. 84.

[2]) Diese beiden Beispiele sind Dreyer (**92** p. 338—342) entnommen.

sitzenden, sekundären Kalkabscheidungen hinein verfolgen läßt, wie in sehr augenfälliger Weise an dem Taf. XIX Fig. 9 wiedergegebenen Polarisationsbild einer *Globigerina triloba* zu sehen ist. Die im dunklen Kreuz liegenden Borstenstacheln sind dunkel, soweit sie im selben Kreuzarm liegenden Wandteilen aufsitzen, an einzelnen Stellen aber — so bei *ü St* in der Figur — werden sie von helleuchtenden Stachelborsten gekreuzt und es läßt sich in jedem Falle nachweisen, daß diese überkreuzenden hellen Borsten im dunklen Kreuze von helleuchtenden Wandteilen umliegender Kammern ihren Ursprung nehmen; diese überquerenden Stacheln verraten also durch ihre Helligkeit ebenso wie die dunklen Stacheln, die dunklen Wandteilen aufsitzen, daß sie die gleiche Kalkanordnung besitzen, wie der Schalenwandteil von dem sie ihren Ausgang nehmen. Die Kalkteilchen innerhalb der Borsten stehen wie diejenigen innerhalb der Kammerwände mit ihrer optischen Achse radiär und senkrecht zur Kammerwandfläche, der sie aufsitzen, oder was dasselbe besagt, parallel zur Längsrichtung der Borste.

In diesem Zusammenhang und auch mit Rücksicht auf die Kalknadeln von Kalkschwämmen, mag noch darauf aufmerksam gemacht werden, »daß man Substanzen, wie Kanadabalsam, die für sich beim Ausziehen in Fäden keine Doppelbrechung zeigen, diese durch Beimischung kristallinischer Körper in sehr fein verteiltem Zustande verleihen kann, indem die letzteren in den Fäden orientiert werden und ihre Wirkungen sich summieren[1])«. Außer durch Beibehaltung der orientierten Krystallisation von der Kammerwand selbst her, könnte demnach auch durch die Ausreckung der in der Borste enthaltenen kolloidalen organischen Grundsubstanz während des Stachelwachstums die beschriebene kristallinische Orientierung innerhalb des Borstenstachels erfolgt sein. Beide Faktoren, nämlich erstens die »Beibehaltung der orientierten Krystallisation,« die von der Kammerwand ausgeht, und zweitens der »orientierte Krystallisationsprozeß innerhalb eines zu einem langen Faden ausgezogenen Kolloids,« würden sich gut nebeneinander vertragen, da sie beide die Kalzitmasse in gleicher optischer Orientierung innerhalb der Borste niederzuschlagen streben müssen, wir stoßen hier auf eine Mehrheit von Faktoren, welche in gleichem Sinne wirken[2]).

3. Abweichende Polarisationsverhältnisse.

Awerinzew (**03** p. 488, 489) hat bei *Orbitolites* die Beobachtung gemacht, daß sich die konzentrischen Kammerwände, sowie die Wände der Flachseiten, optisch anders verhalten, wie die radiär gerichteten. Die letzteren verhalten sich wie »radiär um das Zentrum geordnete Kristalle; die konzentrischen Wände und die Horizontalwände dagegen wie tangential angeordnete derartige Kristalle«.

---

[1]) Armbronn in: Sitzber. k. sächs. Gesellsch. Wiss., 6. Juni 1898, cf. O. Lehmann (**04** p. 234).

[2]) Eine derartige Mehrheit von Faktoren, die gemeinsam in dem gleichen Sinne wirken, ist in dem organismischen, mechanischen Getriebe sehr weit verbreitet; die Mehrheit gleichwirkender Faktoren bringt eine Sicherung der richtigen Abfolge der mechanischen Vorgänge mit sich, wie ich an verschiedenen Orten für die Zellteilungsmechanik auseinandergesetzt habe (z. B. in Arch. f. Entwicklungsmech., v. 4; 1897 p. 707—709; ferner: v. 8; 1899 p. 219—221). Bei den Foraminiferen ist die radiäre Anordnung der optischen Achsen des Calcites, wie ich vermuten möchte, diejenige, welche der Wand die größtmögliche Elastizität und Widerstandskraft verleiht, so daß auch hier die beiden Faktoren zum Nutzen des Organismus in Wirksamkeit wären.

Ich kann die Beobachtung Awerinzews bestätigen und zugleich den Nachweis erbringen, daß die Kalzitpartikelchen wirklich die geforderte Lagerung besitzen, also in den Radiärwänden radiär, in den konzentrischen und horizontalen Wänden tangential gerichtet sind. Textfig. XXIX zeigt eine Randkammer mit anstoßender Umgebung von *Orbitolites duplex* Carp., die einige Wochen in Pikrinsäure-Nelkenöl gelegen und dadurch eine partielle Entkalkung erfahren hat. Das Präparat bietet in der Figur einen optischen Horizontalschnitt, und läßt deutlich bei gewöhnlichem durchfallenden Lichte eine durch längsgestreckte kleinste Hohlräumchen, die zum Teil noch mit Kalzitsubstanz erfüllt sind, verursachte Streifung und Strichelung erkennen, die in den Radiärwänden (R) radiär, in den konzentrischen Wänden (C) aber tangential gerichtet sind. Hierdurch findet das optische Verhalten der Schale seine einfache Erklärung.

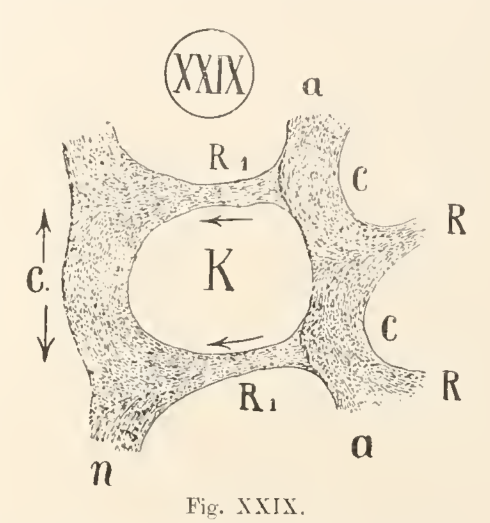


Fig. XXIX.
Randkammer (K) einer *Orbitolites duplex* Carp., die einige Wochen in Prikrinsäure-Nelkenöl partiell entkalkt wurde, im optischen Querschnitt. Man sieht die Radiärordnung, kleinster strichartiger Hohlräumchen in den Radiärwänden (R) und die tangentiale Stellung derselben in den konzentrischen Wänden (C). Vergr.: 410 : 1.

Für die Mechanik der Entstehung der Schalenwand ergibt sich aber aus diesen Befunden folgende gar nicht mißzuverstehende Erklärung. Wie bei den am Ende des vorigen Kapitels erwähnten Kanadabalsamfäden, die bei ihrer Längsdehnung die ihnen zugemengten kristallinischen Substanzen in ihrer Längenrichtung kristallographisch orientierten, so ist auch hier ganz zweifellos eine Dehnung der kolloidalen organischen Grundsubstanz der Kammerwand während des Kammerbaues anzunehmen, welche der Richtnng der Dehnung entsprechend die kristallographische Orientierung des eingelagerten Kalzites besorgt hat. Die Sarkode war noch in Aufquellung begriffen, als die Wandmasse bereits in den Erstarrungszustand überzutreten begann[1]). Der auf die Schalenwände ausgeübte Quellungsdruck muß aus selbstverständlichen mechanischen Gründen auf die Radiärwände wie eine radiär gerichtete Zugkraft auf die konzentrischen Wände aber als tangentiale Dehnung gewirkt haben.

Denkt man sich, die in der Kammer (K) eingeschlossene Sarkode unter Aufquellung nach Ausdehnung streben, so wird sie die, den festen Wänden (a) des voraufgehenden Kammerrings aufsitzenden Radiärwände R_1, von a in der Richtung der Pfeile wegzuziehen trachten, während sie gleichzeitig, die konzentrische Wand C der neuen Schalenperipherie (n) in der Richtung der tangentialen Pfeile auseinanderzudehnen bestrebt sein muß. Die Strichlagenstruktur innerhalb der Kammerwand ist der genaue Ausdruck des Trajektoriensystems, das bei solchen Zugverhältnissen entstehen muß.

Um noch ein weiteres Beispiel für partiell abweichende Lagerung des Kalzites zu nennen, sei nachfolgendes erwähnt.

Nach Awerinzew (loc. cit. p. 489) erwies sich die Kalksubstanz um die Ränder der Mündungsporen in den Septen von *Peneroplis* bei Betrachtung von der Fläche als optisch-negativ, was Awerinzew besonders auffallend fand. Der Sachverhalt erklärt sich m. E. einfach

[1]) Ich mache hierbei darauf aufmerksam, daß ich bereits in meiner *Orbitolites*-Arbeit (02 p. 255 Fußnote, p. 263 u. a.) mit der Möglichkeit einer frühzeitigen Erstarrung (Gelatinierung) der während des Kammerbaues auf der Sarkodeoberfläche auftretenden Schalenwandsubstanz gerechnet habe.

daraus, daß die Sarkode bei Herstellung der Mündungspore die kolloidale in Gelatinisierung begriffene Schalenwandsubstanz in konzentrischer tangentialer Dehnung zurückzog (cf. weiter unten) und dabei die tangentiale Lagerung des Kalzites um die Poren herum veranlaßte.

Unter den geschilderten und etwa sonst noch vorkommenden ähnlichen Verhältnissen, bei denen die optischen Achsen in den verschiedenen Schalenbestandteilen nicht stets gleich orientiert sind, wird der optische Gesamtcharakter der Schalen jedenfalls ein Ergebnis der vorherrschenden Richtungen sein (Awerinzew); es kann also auch unter solchen Umständen noch ein Kreuz zustaude kommen.

Eine andere Art von Besonderheit in den Polarisationserscheinungen tritt bei *Tubinella suspecta* nov. (Taf. XIX Fig. 1) und einigen Cornuspiren (*C. polarisans* nov. und *C. tentaculata* nov. Taf. V Fig. 1, 2) in der Weise auf, daß die Zwischenfelder zwischen dem dunklen Kreuz (Taf. V Fig. 1) oder, wenn ein solches fehlt (Taf. V Fig. 2), die verschiedenen Schalenanteile in Farben verschiedener Ordnung helleuchtend erstrahlen. Diese Erscheinung ist wohl darauf zurückzuführen, daß die betreffenden Schalen aus sehr dünnen Kalklamellen zusammengesetzt sind, die wohl selten für sich allein die Schalenwand ausmachen (Taf. V Fig. 2) meist dagegen in größerer oder geringerer Zahl übereinandergeschichtet sind (Taf. V Fig. 1; Taf. XIX Fig. 1), ohne daß sie zu einer gemeinsamen Masse zusammengesintert wären; die einzelnen dünnen Lamellen arbeiten dabei optisch selbständig und erzeugen auf diese Weise durch ihre Dünnheit das farbige Bild. Dasselbe gilt vielleicht auch für die sehr hübschen Polarisationserscheinungen bei *Patellina* (Taf. V Fig. 5—7)[1]. Auch bei einigen systematisch zerstreut stehenden anderen Formen, z. B. bei der Taf. XIX Fig. 14 abgebildeten *Lagena formosa* Schw. und am hinteren Stachelende der Taf. XIX Fig. 10 wiedergegebenen *Bolivina hirsuta* nov. läßt sich die gleiche Farbenerscheinung wahrnehmen, so daß auch hier die Annahme optisch selbständiger, dünner Kalkschichten zu machen sein wird. Erhebliche individuelle Schwankungen sind in dieser Farbenproduktion durch wechselnde Schichtdicke und verschiedengradige optische Selbständigkeit der Lamellen zu erwarten.

Die Doppelbrechung der Foraminiferenschale wurde m. W. zuerst von Ehrenberg erkannt und von ihm auch wurde die erste Abbildung einer ungestachelten Globigerinenschale (bei ihm als *Rotalia globulosa* bezeichnet) in farbig polarisiertem Licht gegeben (Ehrenberg **54** t. 34 IVB und Tafelerklärung daselbst). Später beschäftigten sich — zuweilen ohne ihre Vorgänger zu kennen — Valentin 1861; M. Schultze 1863; v. Ebner 1887; Dreyer (**92** p. 338ff.); Schauff 1898 und Awerinzew (**03** p. 488, 489) mit den gleichen Erscheinungen[2].

In allgemeinerem Sinne ist das Problem der »Biokristallisation« bekanntlich zuerst von Haeckel in seiner Monographie: »Die Kalkschwämme (Berlin 1872)« formuliert und behandelt worden.

---

[1]) Vgl. jedoch auch Rhumbler in: Zool. Jahrb. v. 24, 1906 p. 36.

[2]) Awerinzew gibt folgende Literaturstellen an: Valentin, Untersuchungen der Gewebe im polarisierten Licht, 1861 p. 207. — M. Schultze in: Verhandl. nat. hist. Ver. preuß. Rheinl. Westfalen, v. 20, 1863 p. 12. — v. Ebner in: Sitzber. k. Ak. Wiss. Wien (Math. phys. Kl., Abt. 1); v. 95, 1887 p. 135. — Schauf in: Ber. Senckenberg. naturf. Gesellsch. Frankfurt a. M.; 1898 p. 27.

4. Farbe der Kalkschalen in gewöhnlichem Licht.

Die Farbe der Kalkschalen in auffallendem gewöhnlichen Lichte ist in der Regel bei imperforaten Formen weiß, meist außerdem porzellanartig glänzend, bei perforaten Formen fehlt dagegen meist jede besondere Färbung, sie sind im allgemeinen glasig durchscheinend, spielen aber doch gern nach dem Weiß hinüber. Neben diesen weißen und weißlichen Färbungen kommen Rotfärbungen der Schalen und solche mit Nüancen noch Braun und Gelb hin, zwar selten genug, doch noch verhältnismäßig am häufigsten vor, doch hat man sich hier vor Täuschungen durch den häufig in denselben Nüancen gefärbten Sarkodeinhalt zu hüten.

Die intensivste Rotfärbung findet sich bei *Polytrema miniaceum* (L.) (Taf. XXVIII Fig. 27 bis 32); auch *Globigerina rubra* ist oft, namentlich in Bodenexemplaren ziemlich stark rot gefärbt (Taf. XXXI Fig. 5—10); daneben wäre noch *Rotalina rosea* zu nennen. Bei den beiden letzteren nimmt die Rotfärbung nach den Schlußkammern hin an Intensität ab, und kann in der Endkammer fast ganz verlöschen; bei *Polytrema* ist die Färbungsintensität der Einzelkammern sehr ungleich. Brady hat die Vermutung ausgesprochen (Brady **84** p. 720), daß nach einigen, nicht genannten Versuchen zu urteilen, die rote Färbung von *Polytrema* durch Zooerythrin bewerkstelligt sein möge. Merkel[1]) aber konnte keine für das Zooerythrin maßgebenden Reaktionen erzielen; er stellte nur fest, daß der rote Farbstoff schon bei gelinder Erhitzung im Platinschälchen verschwindet, und daß er zweifellos organischer Natur sei. Bei *Globigerina rubra* verschwindet nach meinen Erfahrungen die rote Färbung bei Behandlung mit Pikrinschwefelsäure rascher als der Kalk. Weitere Beobachtungen und Vermutungen über die Natur des roten Farbstoffes liegen m. W. nicht vor.

Auch über die chemische Natur der bräunlich bis gelblichen Farbstoffe ist bislang nichts bekannt geworden. Bei perforaten Formen ist fast in allen Fällen, aber vielleicht nicht immer, diese Art der Färbung auf die innere Keratintapete beschränkt, und schimmert dann nur durch die farblosen Kalkschichten durch[2]); so z. B. bei *Truncatulina dutemplei* (Taf. XXVI Fig. 1), bei *Anomalina polymorpha* (Taf. XXVI Fig. 6—8), bei vielen Discorbinen und einigen Nodosariden (Taf. XXI Fig. 13, Taf. XXII Fig. 7, 24, Taf. XXIII Fig. 3). Die gelben, orangenen und rotbraunen Färbungen, die bei einzelnen imperforaten Miliolinen z. B. (*Miliol. fusca, Miliol. bicornis* und *Miliolina seminulum*) zuweilen vorkommen, finden ihre Lokalisierung dagegen in der kalkigen Schalenwand selbst; doch scheint hier die Färbung nicht immer schon intra vitam in der Stärke gebildet zu sein, wie man sie manchmal (Taf. XI Fig. 12) bei leeren Schalen findet (cf. postmortale Färbung weiter unten).

Außer den genannten kommen gelegentlich auch bläuliche ihrer Natur nach ganz unbekannte Schalenfärbungen bei Kalkschalern vor, wie sie z. B. für *Rupertia* und *Carpenteria* im Challenger-Report abgebildet sind; sie können zu einem bloßen bläulichen Schimmer herabsinken, wie dies für *Calcituba* (Schaudinn) und für *Peneroplis* (Winter) bekannt ist, aber auch bei einzelnen Lagenen (Taf. XXI Fig. 31, 33) vorkommt.

---

[1]) Merkel F. in: Zeitschr. wiss. Zool., v. 67 1900 p. 298.

[2]) Hierbei muß man sich aber vor Täuschungen hüten; in Schalen, die trocken gelegen haben, kann der dann braun erscheinende Weichkörper wie eine Tapete der inneren Schalenwand antrocknen (Taf. XXI Fig. 3).

Im durchfallenden gewöhnlichen Licht erscheinen die Schalen der imperforaten Kalkschalen geradezu ausnahmslos mehr oder weniger braun, eine Färbung, die aber nicht der Anwesenheit eines Farbstoffes, sondern der Innenstruktur der Schalenwand, also rein optisch-physikalischen Gründen, wie Bütschli (**80** p. 23) schon hervorgehoben hat, zugeschrieben werden muß (Taf. II Fig. 22; Taf. IX Fig. 16, 17; Taf. X Fig. 10; Taf. XI Fig. 4, 5; Taf. XII Fig. 1, 2, 12, 14, 15; Taf. XIII Fig. 11—19; Taf. XIV Fig. 2—8, 10).

Perforate Kalkschaler sind in der Regel auch im durchfallenden Licht glasig durchscheinend, doch kommen mehr oder weniger graue Tönungen im durchfallenden Licht vor: bei einzelnen Textulariniden, z. B. bei *Virgulina subsquamosa* (Taf. XVII Fig. 15, 16), sie sind für das Genus *Cassidulina* sogar sehr typisch und konstant (Taf. XVIII Fig. 6—12), noch stärker entwickelt finden sie sich bei *Ehrenbergina* (Taf. XVIII Fig. 5) weniger stark und nicht so konstant bei *Chilostomella* (Taf. XVIII Fig. 13, 16); auch das Genus *Nonionina* von den Rotaliariden läßt in vielen Vertretern oft recht auffällig, manchmal aber nur gerade angedeutet, eine graue Färbung im durchfallenden Lichte erkennen; daneben kommen aber bei diesem Genus auch vollkommen glashelle Schalen vor; ob es sich bei dieser Graufärbung um Struktur oder um Farbstoffarben handelt, muß dahingestellt bleiben.

5. Postmortale Verfärbungen leerer Schalen.

Während die vorerwähnten Färbungen im auffallenden oder durchfallenden Lichte, wie nicht bezweifelt werden kann, schon zu Lebzeiten des Schalenträgers vorhanden sind, kommen andererseits auch, manchmal recht intensive, Färbungen bei leeren Schalen vor, die erst nachträglich nach dem Absterben durch äußere Agentien der Umgebung in die Schalenwand eingezogen sind; schon Carpenter erwähnte, daß glasige Schalen von Imperforaten durch langes Liegen im Meerwasser ein opakes, undurchscheinendes, weißes Aussehen annehmen können.

In der Grundprobe, östlich vom Tocantino, 100 m Tiefe (J. Nr. 236) fand ich mehrere hundert Exemplare der *Miliolina seminulum* so intensiv orangegelb bis orangerot gefärbt (Taf. XI Fig. 12)[1]), daß ich für sie eine postmortale Nachfärbung vermuten möchte, bei Schalen mit Weichkörpern habe ich die Schalenfärbung sonst nie so intensiv gefunden. Außerdem hatten auch einige andere Kalkköperreste, wie Bruchstücke von Bryozoen Muschelschalen u. dgl., allerdings keineswegs so allgemein wie die Miliolinen, eine gleiche Färbung angenommen; auch *Clavulina soldanii* erschien in dieser Grundfarbe intensiver orangegelb gefärbt (Taf. XV Fig. 19) als sonst Regel ist. Auf Eisenoxydsalzen beruht diese wahrscheinlich postmortale Färbung der Miliolinen nicht, denn erst nach sehr langer Einwirkung von gelbem Blutlaugensalz und Salzsäure trat eine Bläuung in der Flüssigkeit auf, die offenbar mehr dem in den Kammern eingeschlossenen mineralischen Inhalt, als dem Farbstoffträger in der Schalenwand zuzuschreiben war; die Schalen hielten die gelbe Farbe, die allerdings in den Reagentien abblaßte, bis zur gänzlichen Entkalkung der Schalen.

[1]) Auch einige gelb- und weißgescheckte Exemplare wurden gefunden, waren aber recht selten.

Die Mineralbestandteile der betreffenden Grundprobe (J. Nr. 236) wurden im übrigen von einem durchaus ungefärbten, durchsichtigen, ziemlich feinkörnigem Quarzsand gebildet und viele andere ihm eingelagerte Foraminiferen hatten keine Gelbfärbung angenommen.

Im *Orbitolites*-Küstensand von Laysan habe ich häufig gelbe oder gelbgefleckte, abgestorbene *Orbitolites* neben einer großen Zahl rein weißer Exemplare gefunden; die mit Weichkörper untersuchten zahlreichen Exemplare, waren stets im auffallenden Licht weiß, so daß auch hier die Gelbfärbung eine nachträglich entstandene sein mußte.

Wegen ihrer Ungewöhnlichkeit möchte ich auch die rötlich orangene aber viel blassere Färbung der Taf. XVII Fig. 23, 24 abgebildeten *Bulimina subteres* (von Ascension, 240 m Tiefe J. Nr. 202) und die ähnliche der Taf. XX Fig. 30 wiedergegebenen *Lingulina carinata* (von St. Vincent, 1200 m Tiefe; J. Nr. 140) postmortalen Einflüssen der Umgebung zuschreiben.

Die in gefärbten terrigenen Sedimenten eingeschlossenen subfossilen Schalen zeigen häufig die Farbe ihres Sedimentes, meist aber in blasseren Nuancen. Hier läßt sich der Grund der Färbung leicht an der intensiveren übereinstimmenden Färbung des sedimentären Einbettungsmittels erkennen[1]); vielfach handelt es sich dabei nur um äußere Beschmutzungen; z. T. ist die Färbung aber auch in die Schalenwand selbst eingezogen, so daß sie nicht abgewaschen werden kann. Auf schlickigen Gründen der Nordsee kann man häufig Grünlichfärbungen imperforater Miliolinen und perforater Rotalinen bemerken, die namentlich bei schlickgefüllten *Rotalia beccarii* sehr intensiv werden können.

Im Schlick eingeschlossene Foraminiferen (Globigerinen, Orbulinen, Pulvinulinen usw.) können braun werden, z. T. dadurch, daß die Farbe des Schlickes in ihre Kalkwand einzieht, häufiger dadurch, daß sich eine Schlicktapete an ihrer inneren Schalenwand ablagert, die dann braun durch die Wände durchscheint (Taf. XXXVI Fig. 17); dieser bräunliche Belag an der Innenseite der Kalkgehäuse scheint vielfach, wie hier nebenbei erwähnt werden mag, den Ausgangspunkt für Glaukonitbildungen abzugeben[2]).

6. Die organischen Bestandteile der Schalenwand.

Die organische Substanz, welche die Grundlage für die Schalenwand abgibt, in der also der Kalzit in feinster orientierter Verteilung zur Ablagerung kommt, ist den neueren Untersuchungen nach, wie vor allem Winter (**07** p. 35—42) für *Peneroplis* zeigen konnte, der Kittmasse arenoser Formen chemisch gleichzusetzen; es handelt sich also auch hier um ein Albuminoid, das chemisch die Eigenschaften der Keratinsubstanzen (Rhumbler, Awerinzew) mehr oder weniger deutlich bekundet, und sich wie diese je nach ihrem Alter oder aus sonstigen Gründen in verschiedenen Schalenteilen zu Säuren, Alkalien und verdauenden Fermenten nicht immer gleich verhält (Awerinzew). (Cf. oben p. 90.)

---

[1]) Es handelt sich dabei meist um Foraminiferen, die in hemipelagischen Sedimenten zur Ablagerung gekommen sind; also im dunklen oder blauen Schlick, im roten Schlick und im Grünsand oder grünen Schlick, deren Färbungen der Hauptsache nach entweder Schwefeleisen oder verschiedenen Eisenoxyden, Eisenhydraten usw. zuzuschreiben sind.

[2]) Cf. O. Krümmel: „Handbuch der Oceanographie"; 2. Aufl. v. 1 1907 p. 186.

Im Gegensatz zu der von Kölliker gegebenen Darstellung, der außer einem inneren und äußeren organischen Schalenhäutchen sonst kaum eine Spur organischer Substanz nach Lösung der Kalksalze angetroffen haben wollte, muß im Anschluß an die ersten diesbezüglichen Mitteilungen von M. Schultze, Carpenter durch die neueren übereinstimmenden Untersuchungen von Bütschli (**80** p. 21 usf.), Rhumbler (**97** p. 182), Awerinzew (**03** p. 482) und Winter (**07** p. 42) für ausgemacht gelten, daß die organische Substanz zum mindesten in den weitaus meisten Fällen — wahrscheinlich aber ganz ausnahmslos — die Kalkwand allwärts bis in die kleinste Mikrostruktur hinein vollständig imprägniert.

Verhältnismäßig leicht läßt sich die allwärtige Verbreitung der organischen Grundmasse durch eine einigermaßen vorsichtige Entkalkung bei *Peneroplis* nachweisen, hier bleiben selbst feinere Einzelheiten der Schalenwand, wie Wandgrübchen, Leistenbildungen usw., in dem entkalkten Schalenderivat naturgetreu erhalten; man glaubt noch die Schale vollkommen vor sich zu haben, obgleich ihr der Kalk fehlt. Die zurückgebliebene gallertig homogen erscheinende Wandsubstanz läßt sich außerordentlich leicht mit Protoplasmafarbstoffen (z. B. Hämatoxylin) tingieren, wenn man die zur Entkalkung verwendete Säure durch Auswaschen genügend entfernt hat. (Rhumbler **97** p. 182.)

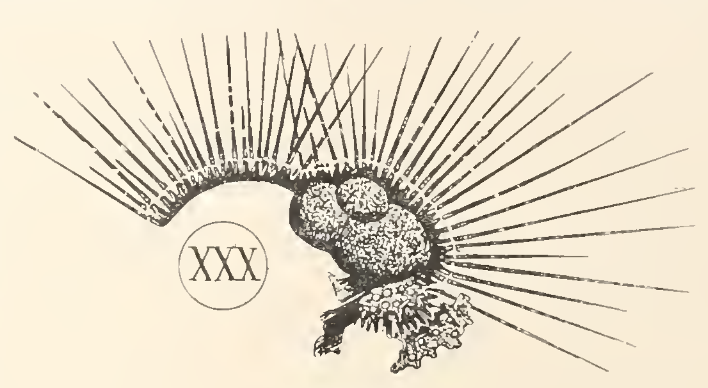
Schwieriger ist der gleiche Nachweis für die perforaten Formen zu erbringen, — offenbar weil hier der meist höhere Kalkgehalt (cf. Tabelle p. 99) eine stärkere, die Struktur zerreißende, CO^2-Entwicklung während der Entkalkung zur Folge hat und überdies die Poren größere Inhomogenitäten in der CO^2-Abfuhr veranlassen — doch gelingt er genau so überzeugend, wenn man eine besonders vorsichtige Entkalkungsmethode auf Schalen, die in Paraffin eingeschmolzen sind, in Anwendung bringt.

Ich ging folgendermaßen vor, mit Weichkörper versehene bestachelte Exemplare von *Globigerina triloba* wurden zunächst durch Auskochen mit verdünnter Kalilauge ihrer Weichkörperreste befreit, dann gründlich ausgewaschen, durch steigende Alkoholstufen und Xylol hindurch in geschmolzenes Paraffin übergeführt, in welchem sie etwa eine Woche lang innerhalb des Thermostaten verblieben, damit das Paraffin die ganze organische Wandmasse allwärts durchdringen konnte. Dann wurde das in einem größeren Urschälchen befindliche, die Globigerine einschließende, Paraffin rasch zur Erstarrung gebracht, die oberen Paraffinschichten wurden durch Abschaben mit dem Messer soweit entfernt, bis die eingelagerte Globigerinenschale eben angekratzt war. An Stelle der abgekratzten Schichten wurde nun Pikrinschwefelsäure auf die im Uhrschälchen zurückgebliebene Paraffinlage mit ihrer Globigerine aufgegossen, und diese Pikrinschwefelsäure mehrere Monate hindurch täglich wieder abgegossen und durch neue ersetzt, damit sich keine Gipskristalle bilden sollten und die Pikrinschwefelsäure in stets frischem Zustand zur Wirkung kam. Nach einem Vierteljahr etwa wurde die Pikrinschwefelsäure, welche die nach oben gelagerten Teile der Globigerine stark gelb gefärbt hatte, wie sich durch das Paraffin hindurch deutlich erkennen ließ, wochenlang ausgewaschen, bis die gelbe Färbung verschwunden war. Hierauf wurde auf die immer noch im Paraffin eingebettete Globigerine Hämatoxylin (24 Stunden) gegossen, dasselbe ausgewaschen, die Überführung durch die Alkoholstufen vorgenommen und schließlich das Paraffin durch Aufgießen von Xylol gelöst, so daß jetzt erst die partiell entkalkte Globigerine wieder frei wurde[1]).

Die organischen Schalenbestandteile werden durch das imbibierte Paraffin bei der Entkalkung gestützt und geschützt, und die künstlich gefärbte, nachträglich aus dem Paraffin

[1]) Ich möchte diese Paraffinentkalkung auch für andere zartere mikroskopische Objekte sehr empfehlen, da der Unterschied derartiger Präparate in bezug auf die Erhaltung der organischen Grundsubstanz anderen Entkalkungsmethoden gegenüber ein ganz gewaltiger war.

befreite Schale zeigt die ursprüngliche Schalenform mit all ihren Eigentümlichkeiten so absolut vollständig auch im entkalkten Zustand erhalten, daß über die allwärtige Vergesellschaftung von Kalk und organischer Grundmasse nicht der geringste Zweifel bleiben kann. So stellt Textfig. XXX als Resultat einer solchen »Paraffinentkalkung« eine *Globigerina triloba* dar, bei welcher selbst die längsten Borsten bis in ihre äußerste Spitze hinein erhalten geblieben waren, sie hatten durch die Hämatoxylinfärbung eine geradezu schwarzviolette Färbung angenommen, mußten also relativ reich an organischer Substanz gewesen sein, waren aber durch das Fehlen des Kalkes nach Wegnahme des Paraffins so wenig steif, daß sie in den Xylolströmungen bei der Herauslösung wie weiche Haare hin- und herwogten und bei der Einbettung in Kanadabalsam durch die Diffusionsströme schließlich ganz abgerissen wurden; in der Figur XXX sind sie nachträglich wieder ergänzt worden.



Figur XXX.
Teil einer in Paraffineinschluß mit Pikrinschwefelsäure entkalkten *Globigerina triloba* Reuss, mit Hämatoxylin gefärbt; alle Details der Schale — selbst die Stacheln — sind in den organischen Rückständen der Schale erhalten geblieben. Vergr.: 130 : 1.

Die reichliche Durchsetzung der Globigerinenborsten mit organischer Substanz mag besonders hervorgehoben werden, da ihr jedenfalls die relativ große Biegungselastizität dieser Borsten zugeschrieben werden muß und da sich anderseits hieraus erklärt, daß bei gesunkenen Bodenexemplaren der Borstenbesatz sehr rasch verloren geht, nicht etwa bloß weil mechanische Einflüsse, wie etwa Rollbewegungen in Strömungen, die Borsten abstoßen, sondern wahrscheinlich weit mehr, weil die Zersetzung der organischen Substanz in den Stacheln deren Zerfall veranlaßt. Aus den gleichen Gründen mag auch die gleichfalls stark mit organischer Substanz durchsetzte sekundäre Schalenmasse, die der primären Schalensubstanz aufgelagert ist, in vielen Fällen baldiger Verrottung anheimfallen, wenn die Schale nicht rechtzeitig in konservierende Schlammschichten hinabsinkt[1]), so daß die Bodenexemplare, die Globigerinen des Globigerinenschlammes z. B., häufig nichts mehr oder nur wenig von ihren ursprünglichen Außendekorationen der Schalenwand erkennen lassen und dadurch oft ihre Bestimmung erschweren oder unsicher machen. Nicht alles, was in den Grundproben einander ähnlich aussieht, ist auch zu Lebzeiten einander ähnlich gewesen.

Bei *Globigerina pachyderma* erscheint die exogene Schalensubstanz aus konischen oder wetzsteinförmigen kristallinischen Kalkkörpern zusammengesetzt, die in einschichtiger dichter Aneinanderlagerung den Eindruck einer Kristalldrusenkruste erwecken (Taf. XXX Fig. 16) und auch schon als Produkte einer einfachen Auskristallisierung aufgefaßt worden sind; die Entkalkung in Paraffin zeigt aber auch hier, daß es sich keinenfalls um eine rein kalkige Abscheidung handelt, da jeder solcher konischer kristallähnlicher Körper eine genau entsprechend

[1]) Auch das früher erwähnte Opakwerden vorher durchsichtiger Kalkschalen ist vielleicht auf eine Zersetzung der organischen Bestandteile der Schalenwand zurückzuführen.

geformte organische Substanz zurückläßt, die durch ihr äußerst intensives Färbungsvermögen auf eine verhältnismäßig große Quantität schließen läßt.

Diesen und meinen ähnlichen Erfahrungen bei anderen Foraminiferen gegenüber, welche einen relativ großen Reichtum der Kalkschalen an organischer Einlagerung dartun, scheint zunächst befremdend, daß Bütschli (**08** p. 93) schon die 4,35 % organischer Substanz anzweifelt, die sich aus seiner Berechnung von im Challenger-Report niedergelegten Daten ergeben, und er den Prozentsatz noch für erheblich geringer hält; wie er sich denn auch auf die früheren (p. 99) zusammengestellten Analysen stützen kann, die mit dem bei der Verbrennung der organischen Substanz entstandenen Wasser zusammen nur zwischen etwa 1—2 % organische Substanz verzeichnen. Auf alle Fälle scheinen hiernach die Gewichtsmengen der eingeschlossenen organischen Substanz relativ gering im Vergleich zu dem Volumen, das sie durchsetzen; man wird also für sie ein relativ sehr niedriges spezifisches Gewicht in Anspruch zu nehmen haben. Trotz der geringen Gewichtsmengen scheinen diese organischen Stoffe noch ausreichend, um den am Boden der Tiefsee lebenden Schlammfressern als Nahrung zu dienen[1]), und auch eine ganze Anzahl von minierenden Formen (Taf. XXX Fig. 17a, b, B) zu ernähren, die ihre Gänge in den abgestorbenen Schalenwänden bohren, offenbar um diese organische Substanz zu nutzen, denn eine andere Nahrungsquelle dürfte sich ihnen in vielen Fällen an ihrem Aufenthaltsort kaum bieten.

7. Die histologische Struktur der Schalenwand.

Schaudinn (**95** p. 219) fand, daß die relativ kalkarme Schale von *Calcituba polymorpha* aus vier bis fünf Schichten wabenartig aneinandergelagerter Kästchen besteht, deren Wände mit stark lichtbrechenden Kalkkörnchen besetzt sind. Denkt man sich diese Kalkkörnchen vorzugsweise in den Kanten und Knotenpunkten angehäuft und größer werdend, so gelangt man zu dem globulitisch-wabigen Aufbau der Kalkwand, wie er von Awerinzew (**03** p. 481ff.) für *Peneroplis, Orbiculina, Polytrema, Operculina* u. a. festgestellt worden ist. Die Kalkglobuliten sind hierbei manchmal fast so groß als die Wabenräume, die sie in meist wenig regelmäßiger Anordnung umschließen. Ausdehnung von Globuliten und Hohlräumchen sind indessen bei den verschiedenen Formen mannigfachen Schwankungen unterworfen; die Hohlräumchen können stark durch den Kalk verdrängt werden, sie können aber auch mehrfach miteinander in Kommunikation treten, so daß ein globulitisches Gerüstwerk eher als ein gekammertes Wabenwerk zur Ausbildung kommen kann. Die globulitisch-wabige Strukturen treten nach dem Erhitzen besonders deutlich auf, namentlich wenn sie dabei nach einer Angabe Bütschlis mit geschmolzenem Jodkalium zusammenerhitzt werden, das nachträglich durch Wasser wieder entfernt wird[2]); in seltenen Fällen sind diese Strukturen aber auch ohne weitere Vorbehandlungen zu beobachten (vgl. auch Bütschli **08** p. 2 usw.).

[1]) Cf. O. Krümmel: »Ozeanographie« (**07** p. 185), ferner Lohmann (**03** p. 579), welcher mitten im Globigerinenschlamm mutmaßliche Fäkalien fand.

[2]) Natürlich wird bei einer solchen Art des Nachweises immer der Verdacht einer nachträglichen Strukturänderung berücksichtigt werden müssen.

Das oben (p. 103) angegebene Verhalten von *Orbitolites* (Textfig. XXIX) erklärt sich, wenn man die Zustände bei *Calcituba* als Ausgangspunkt annimmt, durch eine Versinterung der abgeschiedenen Kalkpartikelchen im Inneren der wabigen, durch Zug- und Druckwirkungen in der oben angegebenen charakteristischen Weise langgestreckten Hohlräumchen.

Im ganzen sind die angegebenen Strukturen ohne besondere Vorbehandlungen nur sehr selten zu sehen und sie verschwinden in der entkalkten Schalenhaut meist vollständig; daß der organische Schalenrückstand, wie oben erwähnt, gallertig homogen erscheint, erklärt sich daraus, daß mit dem Verschwinden des Kalkes auch die Unterschiede im Lichtbrechungsvermögen, die den stärker brechenden Kalk der organischen Masse gegenüber deutlich sichtbar machen, verschwinden, und die Lichtbrechungsunterschiede in der organischen Grundmasse selbst derart graduell ineinander übergehen, daß es nirgends zu einer scharf begrenzten Lichtbrechung kommt, die allein den wabigen Grundbau der organischen Schalensubstanz mit seinen verschiedenen Modifikationen hervortreten lassen könnte.

Abseits von dieser wabig-globulitischen Mikrostruktur der Schalenwand lassen sich in günstigen Fällen vier verschiedene Schichten der Schalenwand unterscheiden, die aber in den Einzelfällen sehr verschiedengradige Entwicklung erlangen, und von denen einzelne ganz fehlen können; die vier Schichten sind vom Schalenhohlraum nach außen gezählt: 1. die innere Kutikula, auch das innere Schalenhäutchen genannt, wir wollen sie, da sie den Schalenhohlraum auskleidet als »Pseudochitintapete« bezeichnen; 2. die primäre Kammerwand, der in der Regel am stärksten verkalkte Wandteil, der auf der Oberfläche der kammerbauenden Sarkode zur Abscheidung kommt, und die erste Grundlage für die kalkigen Wandteile der Schalen darstellt; 3. die sekundäre oder exogene Schalensubstanz, die sich von außen der primären Kammerwand als sekundäre Kalkverdickung aufgelagert hat, und die bei den perforaten Formen meistens geschichtet erscheint, die Dekorationen der Außenfläche liefert und außerdem bei den höchststehenden Perforaten Träger des Kanalsystems ist. 4. Das äußere Schalenhäutchen, das mit geringer oder größerer Deutlichkeit reich an organischer Grundsubstanz die Außenfläche der Schalenwand überzieht.

Die Unterscheidung bzw. Identifizierung der verschiedenen Schalenwandschichten ist nun in den Einzelfällen angesichts des möglichen Fehlens einiger von ihnen und einer im ganzen recht variabelen Ausbildung der verschiedenen Schichtarten keineswegs immer leicht und ist bei verschiedenen Autoren keineswegs immer als identisch anzunehmen.

1. Die innere Kutikula, das innere Schalenhäutchen oder die »Pseudochitintapete« ist derjenige Wandteil der Schale, welcher der eingeschlossenen Sarkode direkt aufliegt.

Da dieser Wandteil bereits bei arenosen Formen zu gelegentlicher Entwicklung kommt, sei ein kurzes Zurückgreifen auf die dort vorkommenden Verhältnisse gestattet. Die Pseudochitintapete fehlt ohne Frage den meisten Saccamminiden und Rhabdamminiden vollständig, ist aber sicher bei der später beschriebenen *Lagenammina* (Taf. I Fig. 4) in Gestalt einer dünnen Haut vorhanden, welcher Steinchen aufgelagert sind. Das Expansionswachstum und kontinuierliche Wachstum der Saccamminiden und Rhabdamminiden scheint der Ausbildung einer Pseudochitintapete nicht günstig zu sein; wahrscheinlich ist aber die früher für *Saccammina* genannte Hüllschicht, welche in gallertigem Zustand den Weichkörper im Schaleninneren umzieht, ohne sich irgendwo der Schalenwand anzulegen, als ihre Vorläuferin anzusehen, die

hier noch nicht vollkommen erstarrt ist und noch keine Beziehungen zur Schalenwand gewonnen hat; auch die *Myxotheca*-Hüllgallerte dürfte im gleichen Sinne zu deuten sein.

Auch bei höheren polythalamen Sandschalern ist in manchen Fällen die Anwesenheit der Pseudochitintapete recht zweifelhaft; bei Formen mit glattpolierter Innenfläche aber ist ihr die Abglättung zuzuschreiben. Sie kann in solchen Fällen ohne scharfe Grenze in die Kittmasse übergehen, welche die Steinchen der Gehäusewand zusammenhält, so daß sie dann einer scharfen häutigen Abgrenzung nach außen hin entbehrt; man vergleiche z. B. Taf. XIV Fig. 17, wo nur angetrocknete Weichkörperrückstände (*W. K.*) die innere Ausglättung durch die Keratintapete deutlich machen, sich distan aber kein zweiter Kontur wahrnehmen läßt. Oder aber sie tritt auch hier schon in typisch häutiger Entwicklung auf, so daß sie sich bei vorwiegend aus kalkigen Fremdkörpern aufgebauten Schalen nach künstlicher Entkalkung deutlich als eine die Formgestalt der Kammerhohlräume wiedergebende, dünne oder dickere Haut isolieren läßt (Taf. XIV Fig. 18). Bei sehr dünnhäutigen arenosen Polythalamien übernimmt das innere Tapetenhäutchen die Wandbildung fast ganz und gar für sich allein, indem ihm nur flache Quarzsplitter oder auch Pseudoquarze aufgelagert erscheinen, die aber nicht zu einer eigentlichen Wandschicht zusammenzutreten brauchen, da ihnen der gegenseitige Aneinanderschluß fehlen kann (Taf. XXIV Fig. 19 b; Taf. XXV Fig. 4 a).

Die Deutlichkeit der Pseudochitintapete, die selbst bei kalkschaligen Formen gänzlich unverkalkt zu sein scheint, ist auch bei den Kalkschalern sehr von ihrer Dicke und ihrer Färbung abhängig. Bei imperforaten Formen ist sie in der Regel nur unscheinbar, bei perforaten dagegen oft relativ auffällig. Wenn sie stark, gelb bis braun, gefärbt ist, kann sie, wovon schon früher auf p. 105 die Rede war, in ihrer Färbung durch die Kalkschichten hindurchschimmern und dadurch der Schale zu einer Färbung verhelfen (Taf. XXI Fig. 13; Taf. XXII Fig. 7, 24; Taf. XXIII Fig. 3; Taf. XXVI Fig. 1, 6—8; Taf. XXVIII Fig. 17), vorausgesetzt natürlich, daß die übergelagerten Kalkschichten selbst nicht so dick sind, daß sie ein solches Hervorschimmern verhindern; so zeigt *Rotalia beccarii* z. B. im intakten Zustand (Taf. XXVIII Fig. 1—3) äußerlich keinerlei Färbung, obgleich sie eine ziemlich stark entwickelte und dunkel gefärbte Pseudochitintapete besitzt, die sich leicht durch Entkalkung der Schale isolieren läßt (Taf. XXVIII Fig. 6). Bei blasser Färbung — sie kann ganz farblos werden — zeigt sie in anderen Fällen ihre Anwesenheit bei entkalkten Exemplaren meist nur dadurch an, daß sie die entkalkten Weichkörperrückstände mit einem scharfen Kontur (Taf. XXX Fig. 13) umzieht; sie kann dabei von linienhafter Feinheit sein. Sehr dick ist sie überhaupt nie, bei der imperforaten *Peneroplis* z. B. erreicht sie, wie ich Winter bestätigen kann, fast niemals mehr als 0,5 μ Dicke; selbst bei der perforaten *Rotalia beccarii,* bei der sie besonders gut entwickelt zu sein pflegt, beträgt nach Messungen an mehreren entkalkten Schalen ihr Dickenmaß selbst an den Stellen ihrer bevorzugten Entwicklung nicht mehr als 1,3 μ; bei *Amphistegina lessonii* eher noch etwas weniger; ob sie in einzelnen Fällen nicht ganz fehlen kann, muß bei der gelegentlichen Erschwerung ihrer Nachweisbarkeit durch optische Beugungen und Brechungen dahingestellt bleiben.

In der Regel zeigt sie sich bei guter Entfaltung in den älteren primordialen Schalenteilen intensiver gefärbt und stärker entwickelt als in den späteren Schalenteilen des Wachstumsendes; ihre Substanz erscheint optisch dichter, kompakter, in den älteren Kammern als in den jüngeren (Taf. XXVIII Fig. 6); man möchte vermuten, daß sie nach ihrer ersten Abscheidung noch nachträgliche Veränderungen erfährt, denen die genannten Unterschiede zwischen ihren älteren und jüngeren Bestandteilen zuzuschreiben sind.

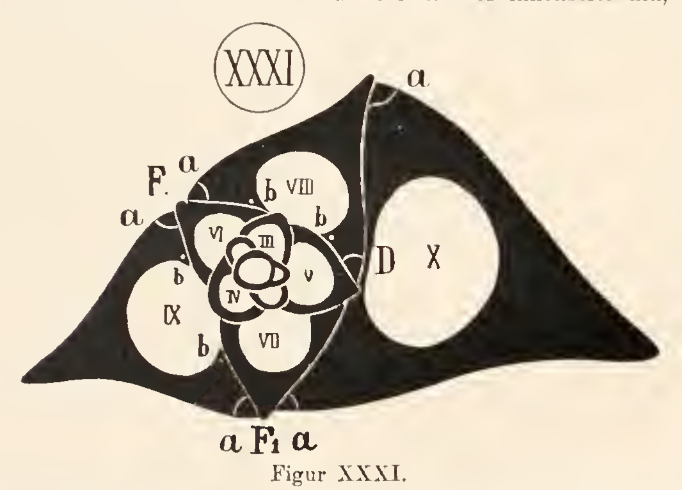
Da wo bei perforaten Schalen Porenkanäle die Wand durchsetzen, senkt sich die Keratintapete in den Anfang der Porenkanäle hinein, und kleidet auch deren Wände, wenigstens am Anfangsteile, tapetenartig aus, sinkt dabei aber meist sehr bald zu unkontrollierbarer Feinheit herab. Fig. 10 Taf. XXXIX zeigt eine nachträglich mit Eosin gefärbte Keratintapete einer entkalkten *Amphistegina*, bei welcher sich die Porenabgänge durch rote Pünktchen markieren; diese Pünktchen erweisen sich bei starker Vergrößerung als etwa halbkugelige hügelartige Vortreibungen der Tapete nach außen, welche in ihrer Mitte auf dem Apex ein feines Loch als Ansatzstellen für die Porenröhren tragen; das gleiche Verhalten bringt Textfig. XXXIII noch deutlicher für *Truncatulina*. Bei denjenigen imperforaten Formen, deren Wandverdickung in zentripetaler Richtung »introgen« (Fig. XXXII) vor sich geht, stellt die Pseudochitintapete offenbar den letzten Abschluß der Wandbildung dar, sie wird vom Weichkörper als Tapete gegen die kalkigen Bestandteile der Wand abgeschieden; der Weichkörper emanzipiert sich sozusagen durch diese Tapete von der Kalkmasse in der Wand. Ähnlich mag auch bei den perforaten Formen die Pseudochitintapete als zeitlich und räumlich letzter Abschluß der Wandbildung nach innen aufzufassen sein; doch muß hier das »nach innen« betont werden, weil den perforaten Formen nach baldigen Erörterungen eine sekundäre Verdickung der Schalenwand »nach außen« hin, auch für spätere Zeiten gewahrt bleibt.

2. Die »primäre Kammerwand« pflegt bei den imperforaten Kalkschalen der Milioliniden und Orbitoliten mächtig entwickelt zu sein, sie stellt hier den Hauptbestandteil der ganzen Kammerwand dar. Die hier maßgebenden Verhältnisse lassen sich am besten an Hand des Ausbildungsprozesses der Wand während der Neubildung einer Kammer beurteilen, wie er vor kurzem von Winter (**07** p. 24) für die Anlage der Erstlingskammern von *Peneroplis* beobachtet worden ist. Wenn eine Kammer gebildet wird, so fließt das außerordentlich wässrige Plasma in einer der Neukammer entsprechenden Gestalt auf der Flußfläche der Altkammer vor und bildet auf seiner Oberfläche eine der Kammerform entsprechende Blase, welche den äußeren Umhüllungsrand eines grobmaschigen Alveolarsaumes des vorgeschobenen Plasmas darstellt. »Nach ein paar Stunden erscheint der Kontur der äußeren Alveolarwand etwas verdickt und zeigt eine kaum merkliche gelbe Färbung. Diese Haut gibt das äußere Schalenhäutchen ab«, das uns erst nachher beschäftigen wird, dann zieht sich das Plasma zurück und läßt unter dem äußeren Schalenhäutchen eine wässrige Flüssigkeit von der Dicke der späteren Schalenwand stehen, an deren innerer Wand wieder das im vorigen Abschnitt besprochene innere Schalenhäutchen auf gleiche Weise wie vorher das äußere abgelagert wird. »Die angebaute Kammer erscheint zunächst farblos, nach 2—3 Tagen ist sie indessen vollständig verkalkt und hart.« Wir entnehmen hieraus, daß der ganze Wandbildungsprozeß sich in dem genannten Falle als ein kontinuierlicher abspielt[1]). Die ganze Schalenwand wird im wesentlichen mit einem Male, in einem 2—3 Tage währenden Vorgang fertiggestellt, die

[1]) »Nicht kontinuierlich« sondern »periodisch« bleibt natürlich der Prozeß der Kammerbildung selbst, insofern als die Kammern in gewissen Pausen einzeln oder zu wenigen nacheinander zur Anlage kommen. Innerhalb der einzelnen Kammerbildungsperiode spielt sich aber die Kammerwandbildung, auf die es oben allein ankommt, ohne Ruhepause, also kontinuierlich ab.

zwischen dem äußeren und inneren Schalenhäutchen gelegene, ursprünglich wäßrige, d. h. dünnflüssige Substanz[1]), die noch während der Kammerbildungsperiode allmählich unter Erstarrung verkalkt, repräsentiert unsere primäre Kammerwand. Da der Verkalkungsprozeß der primären Schalenwand in unserem Falle also ohne Unterbrechung verläuft, so zeigt die Primärwand in der Regel keinerlei weitere Schichtungen (z. B. Taf. II Fig. 22; Taf. IX Fig. 16; Taf. X Fig. 10; Taf. XI Fig. 4, 5; Taf. XII Fig. 5).

Es möge hier noch einmal ein kurzes Eingehen auf die Randwinkelverhältnisse erlaubt sein, die bei der geschilderten Sachlage sich einstellen müssen und an dem Querschliff von *Adelosina* (Fig. XXXI) demonstriert werden mögen. Das »außerordentlich wäßrige«, d. h. dünnflüssige Plasma, das beim Beginn der Kammerbildung in unserem Querschnitt in einem zur Papierebene senkrechten Strome über die Flußfläche z. B. $F F_1$ für Kammer IX hinübergeflossen ist, hat (innerhalb der flüssigen Wandsubstanz) zunächst die äußeren durch die kleinen Kreisbogen markierten Randwinkel a erzeugt, die ungefähr $= 60^0$ betragen und sich in gleicher Größe naturgemäß auch an den homologen Stellen der Wände aller übrigen Kammern finden. Diese Winkel wurden dann nach Abscheidung des äußeren Schalenhäutchens fixiert und sind in der verkalkten Primärwand dauernd sichtbar geblieben. Die wäßrige Ausgangssubstanz der Primärwand mußte aber auch nach der Innenseite hin, wo sie dem Plasma aufliegt und gleichzeitig an die Flußfläche (als fester Wand) anstieß, wieder einen Randwinkel bilden, der, durch einen weißen Punkt signiert, bei b in den Kammern VIII bis IX, aber auch bei allen übrigen mit Ausnahme der Kammer X, sichtbar ist, und der mit ca 35^0 nicht unerheblich kleiner ist als der vorher besprochene Randwinkel a. Obgleich nun diese beiden Randwinkelarten a und die punktierten Winkel bei b der gleichen ursprünglich flüssigen Wandsubstanz zugehören, sind sie doch nicht einander gleich. Der Grund der Verschiedenartigkeit dieser beiden Winkelarten ergibt sich ohne weiteres daraus, daß der Winkel a gegen das Meerwasser hin gebildet worden ist, während der punktierte Winkel bei b gegen die Kammersarkode, also gegen eine ganz anders geartete Flüssigkeit hin zur Abscheidung kam[2]). Beide Winkelsorten der Wandsubstanz sind nicht mit dem »absoluten inneren Randwinkel der Kammerwand« unserer früheren Definition zu verwechseln, welcher im Kammerraum liegt und durch die Buchstaben »b« selbst veranschaulicht wird, und welcher in unserem speziellen Falle etwa 151^0 mißt[3]). In der Schlußkammer X unserer Figur fehlt nicht nur der punktierte Winkel, sondern auch der eigentliche Kammerrandwinkel (b). Die flüssige Wandsubstanz ist hier in so großem Quantum zur Abscheidung gekommen, daß die beiderseits mit ihren punktierten Randwinkeln vorschreitenden Flüssigkeitsränder in der Mitte bei D zusammengeflossen sind und hier nach ihrer Verkalkung die Deckplatte D erzeugt haben. Wir haben hier einen besonderen Fall, in welchem die Randwinkelbildung ganz verschwinden kann, ohne daß darum die Flüssigkeitsmechanik bei der Kammerbildung inhibiert würde, wir erkennen im Gegenteil in der gerundeten Form des Kammerquerschnittes sofort wieder die einfache Wirkung der Oberflächenspannung der flüssigen Grenzschicht »flüssige Wandsubstanz-Foraminiferen-



Figur XXXI.
Adelosina bicornis W. et J. Querschliff durch die Schalenmitte. Vergr.: 267:1. Alles übrige im Text. Umrisse nach Schlumberger (**86** [S. A] p. 98 f. 7).

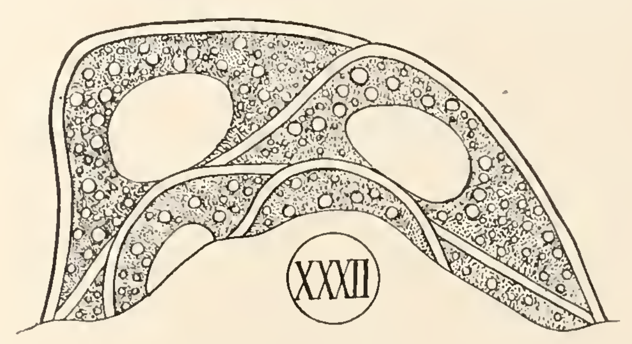
[1]) Ich möchte hier darauf aufmerksam machen, daß ich den flüssigen Ausgangszustand auch der verstärkenden Schalenwandteile schon im Jahre 1902 vorausgesagt habe (Rhumbler **02** p. 253); die Theorie war hier der Empirie voraus.

[2]) Die Flüssigkeitsoberfläche, welche mit der Wand der Flußfläche an homologen Stellen konstante Randwinkel bildet, ist im ersten Fall die Grenzfläche »flüssige Wandsubstanz-Meerwasser«, im anderen Falle die Grenzfläche »flüssige Wandsubstanz-Foraminiferenplasma«. Nur die gleiche Flüssigkeitsoberfläche bildet mit der gleichen Wand nach den Gesetzen der Physik gleiche Randwinkel; also fällt das Resultat der ungleichen Grenzflächen auch verschieden aus.

[3]) Diesen Winkel habe ich früher (**02** p. 251) mit 121^0 versehentlich zu klein angegeben; die Winkelmessungen der oben genannten Werte sind an den Originalfiguren Schlumbergers vorgenommen worden.

plasma«, die jetzt nur nach dem beiderseitigen Zusammenfließen keine feste Wand mehr berührt und darum auch keine Randwinkel mehr mit ihr bilden kann. Was hier in der letzten Kammer infolge besonderen Reichtums der flüssigen Wandsubstanz eintrat, kann bei entsprechender Quantität dieser Substanz bei anderen Formen auch früher eintreten, so erklären sich in einfachster Weise die gerundeten Kammern ohne Randwinkelbildungen, wie man sie beispielsweise bei *Orbitolites marginalis* (Lam) Taf. XIII Fig. 12 und 14 antrifft; unter solchen Verhältnissen wird die Kammerwand an den betreffenden Stellen doppelschichtig erscheinen, da sich über die Wand der Flußfläche noch die Deckschicht *D* (Fig. XXXI) hinüberlagert.

In besonderen Ausnahmefällen läßt sich auch bei den Milioliden in der Kammerwand eine gewisse Schichtung erkennen, von der nicht zu sagen ist, ob sie primär ist, ob sie also der primären Kammerwand als gleichzeitig mit ihr entstanden selbst zugezählt werden muß, oder ob sie erst nachträglich, nachdem die Primärwand schon erstarrt war, zur Abscheidung gelangte und darum eigentlich als introgene Sekundärschicht bezeichnet werden müßte. So zeigt Textfig. XXXII einen Teil eines Querschliffes von *Sigmoilina edwardsi*, an welchem sich deutlich eine stark verkalkte Außenschicht von den inneren Partien der Schalenwand abhebt; letztere erscheinen von rundlichen hellschimmernden Kalkkonkrementen durchsetzt, die vielleicht von außen als Fremdkörper aufgenommen worden sind, während die Grundmasse dieser Partien die gewöhnlich bräunliche Miliolidenfärbung in durchfallendem Lichte trägt. Auf alle Fälle verläuft hier der Abscheidungsprozeß der Kammerwand nicht so gleichmäßig wie bei *Peneroplis*. Für die Mechanik der Kammerformung bleiben derartige Abweichungen natürlich ohne Konsequenzen, solange nur die betreffende Wandsubstanz in ursprünglich flüssigem Zustand zur Abscheidung kommt und solange die abgeschiedene Substanz die kontraktive Spannung einer flüssigen Oberfläche besitzt[1]). Im Gegensatz zu den seither besprochenen imperforaten Formen pflegt die primäre Kammerwand bei den perforaten Kalkschalern nur eine verhältnismäßig recht dünne Schicht darzustellen, die durch ihre starke Lichtbrechung und ihre starke Verkalkung bei manchen Formen immerhin trotzdem leicht auf Schliffen oder an geeigneten Schalenbruchstücken wahrgenommen werden kann — z. B. Taf. XXVII Fig. 14 Sh., Taf. XXVIII Fig. 31 oder Taf. XXX Fig. 16 u. 17, wo sie die Unterlage für die radiär gerichteten Kalkprismen darstellt — in anderen Fällen aber erscheint sie mit den späteren sekundären Verstärkungsschichten der Schalenwand so kontinuierlich verbunden, z. B. bei Nummuliniden *(Operculina)*, daß ihre Unterscheidung äußerst erschwert oder unmöglich wird. Daß sie auch den letzteren



Figur XXXII.
Sigmoilina edwardsi Schlumb. Teil eines Querschliffs. Vergr.: 366 : 1 [nach Schlumberger **87** t. 7 f. 18].

[1]) Um die kontraktive Spannung der flüssigen oder in Gelatinierung übertretenden Schalensubstanz zu demonstrieren, sei auf die Taf. XII Fig. 7 abgebildete *Peneroplis* verwiesen; sie ist während der ersten Stadien der Kammerbildung abgestorben und hat erst das äußere Schalenhäutchen zur Abscheidung gebracht, das noch von keiner Mündung durchsetzt wird; obgleich dieses Schalenhäutchen schon in Erstarrung (Gelatinierung) zur Zeit des Absterbens gewesen sein muß, muß es noch kontraktiv gespannt gewesen sein, denn der von ihm umschlossene Raum ist kleiner, als sich nach der Kammerfolge erwarten läßt; das Häutchen hat sich unverkennbar unter Schrumpfung zusammengezogen, ehe es fest wurde.

Fällen nicht ganz fehlen kann, geht als selbstverständlich aus ihrer Definition hervor; sie stellt ja den während der Kammerbildung zuerst angelegten verkalkten Wandteil der Schale dar, und ein Teil muß eben immer zuerst angelegt sein.

Eine relativ große Selbständigkeit den sekundären Schalenwandteilen gegenüber bekundet die primäre Schalenwand bei dem Genus *Orbulina* dadurch, daß sie auf den Kammern des Globigerineneinschlusses allein als dünne Wand stehen bleibt, wenn die sekundären Verstärkungsschichten beim Ausbau der Orbulinahülle von den Wänden des *Globigerina*-Einschlusses wieder abgetragen werden; auch beim Genus *Globigerina* schon tritt eine derartige Selbständigkeit zutage, indem hier vielfach die im Inneren der Schale gelegenen Septen ausschließlich oder fast ausschließlich von den primären Wandteilen gebildet werden, während nur die an die Außenwelt angrenzenden Wandteile durch weitere Kalkablagerungen verstärkt werden (Taf. XXXI Fig. 9).

3. Die sekundäre exogene Schalensubstanz lagert sich als weitere in der Regel weniger verkalkte Schalenschicht über die »primäre« stark verkalkte Wandschicht hinüber und kann erheblich dicker werden als diese.

Bei imperforaten Kalkschalen fehlt diese Schicht jedoch meist[1]) vollständig, weil die betreffenden Schalenträger ihre Schale nicht mit einem Sarkodemantel zu umziehen pflegen und darum auch nicht ohne weiteres in der Lage sind, ihrer Schalenwand äußerlich neue Kalkmassen aufzulagern. In einzelnen Fällen findet jedoch eine teilweise Überdeckung früherer primärer Schalenwandteile durch sekundäre Kalkmassen auch hier statt; ihr Herstellungsgebiet scheint dann aber oft auf die Nähe der Mündung, welche offenbar das die Abscheidung besorgende Protoplasma eine Strecke weit vorfließen läßt, beschränkt. Auf diese Weise läßt sich wenigstens die später bei *Peneroplis* beschriebene Fußbodenplattenbildung (Taf. XII Fig. 10 u. 12 *Fbpl*) erklären. Noch weitergehende Exkursionen des aus der Mündung vorgeflossenen Plasmas mögen wohl zu der Bildung der Decklappen führen, die sich bei *Peneroplis* über die Erstlingskammern hinweglagern (Taf. XII Fig. 13 *DL*) und hierbei auch die Poren der Embryonalkammer mit einer nach außen nicht mehr perforierten Kalkmasse überziehen (Taf. XII Fig. 11 *D*).

Auf exogener Ablagerung einer äußeren Schalenschicht deutet weiterhin die in Figur 13 Taf. IV abgebildete *Cornuspira polarisans* nov., bei der der Abscheidungsprozeß (s. Sch.) gerade im Gange erscheint, ebenso dürften die sich zwischen den Kammern und am Mündungsrande ausdehnenden Verbindungslamellen von *Spiroloculina tenuiseptata* (Taf. XI Fig. 4, 5), in gleicher Weise wie die in tentakelartige Fortsätze ausgezogene Begrenzungslamelle von *Cornuspira tentaculata* (Taf. VI Fig. 1) nur als ein sekundäres exogenes Zusatzstück der betreffenden Schalen gedeutet werden können.

Im übrigen läßt sich bei imperforaten Schalen schwer entscheiden, ob die gelegentlich angetroffene zweite Wandschicht in der angegebenen Weise von vorgeflossenem Plasma, oder ob sie in der früher (p. 114 Fig. XXXI) erörterten Art schon während der Kammeranlage als

[1]) Beispiele für die hierdurch bedingte Alleinherrschaft der »primären« Schalenwand wurden früher (p. 113, 114) schon genannt.

Bestandteil der primären Schalenwand oder schließlich eventuell auch als introgene sekundäre Ablagerung[1]) entstanden ist (cf. p. 115 Fig. XXXII).

Bei den perforaten Kalkschalen liegen in dieser Beziehung die Verhältnisse wesentlich klarer. Hier ist der Sarkode infolge der Anwesenheit von Poren die Möglichkeit gegeben, durch die Schalenwand hindurchzutreten und die Schalenwand nach ihrer ersten Fertigstellung beim Kammerbildungsprozeß noch weiter durch sekundäre Kalkauflagerungen von außen her zu festigen. Hier erscheint denn auch die sekundäre exogene Wandschicht in weitester, wenn vielleicht auch nicht in allgemeiner, Verbreitung. Sie trägt bei den perforaten Formen sehr häufig einen geschichteten Bau, welcher sich unter Umständen schon bei einer gewöhnlichen Durchsicht durch die Schalenwand, namentlich wenn letztere sehr dick und trotzdem durchsichtig ist, wahrnehmen läßt (z. B. Taf. XX Fig. 29 im Gebiet der hinteren Kammern), welche aber namentlich im polarisierten Licht bei gekreuzten Nikols als ein den äußeren Randkonturen parallellaufendes bräunliches Liniensystem sich auch in anderen Fällen Geltung verschafft (Taf. XIX Fig. 5, 6, 10, 12, 16) offenbar, weil die einzelnen Schichten nicht alle in gleichem Grade polarisieren und weil einzelne von ihnen stärker mit nicht doppeltbrechender organischer Substanz durchsetzt sind als andere. In einigen Fällen sind die übereinandergelagerten Schichten so dünn und dabei so stark voneinander isoliert, daß sich bei gekreuzten Nikols ein farbiges Polarisationsbild ergibt (cf. p. 104 und Taf. V Fig. 1, 2, 5). Die in der einen oder anderen Weise meistens solchermaßen hervortretende Schichtung ist wohl fraglos auf irgend eine Periodizität im Abscheidungsprozeß der sekundären Kalkmasse zurückzuführen. Wie aber diese Periodizität sich zu derjenigen der Kammerneubildung verhalten mag, darüber fehlen noch jede Beobachtungen[2]).

Zuweilen läßt sich die Schichtung auch in vorsichtig entkalkten Schalenwänden noch wahrnehmen; feine, im Durchschnitt linienhaft dünne Zwischenschichten, durchziehen dann die nach der Entkalkung zurückgebliebene Pseudochitinmasse (Fig. XXXIII). In anderen Fällen aber gelingt der Nachweis einer solchen Schichtung in keiner Weise, so daß hier ein Fehlen der Schichtung innerhalb der sekundären Schalenmasse anzunehmen ist; so zeigen z. B. die Taf. XXX Fig. 16 und 17 im Längsschnitt dargestellten konischen, kristallähnlichen, sekundären, exogenen Kalkgebilde keinerlei Schichtungen; in anderen Fällen bei manchen Cristellarien z. B. findet man die Schichtung an einzelnen Stellen deutlich, an anderen Stellen sehr undeutlich, an manchen aber gar nicht; die Kalkabscheidungsperioden sind hiernach bei den verschiedenen Formen offenbar sehr ungleich scharf begrenzt.

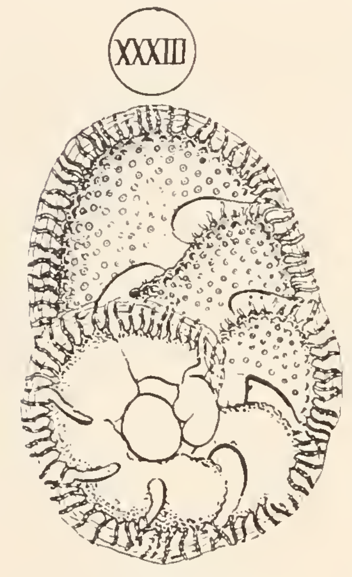
Die exogene Schalensubstanz ist es auch, welche bei den perforaten die äußere Ornamentierung besorgt, und sie enthält bei vielen höheren Formen außerdem das charakteristische

[1]) Auf introgene sekundäre Wandverdickung wird vermutlich die Wandschichtung von *Tubinella suspecta* nov. zurückzuführen sein, da nicht anzunehmen ist, daß sich über die lange Röhre und Embryonalkammer dieser Form (Taf. XIX Fig. 1) hinweg von der Mündung her ein Sarkodemantel hinüberziehen wird; aber ausgeschlossen kann auch das nicht werden.

[2]) Man wird vielleicht vermuten dürfen, daß der Abscheidungsvorgang der sekundären Schalensubstanz während eines Kammerbildungsprozesses sistiert wird, bei dem ja, wie die Beobachtungen Schaudinns, Listers, Winters nahe legen, das ganze Pseudopodienwerk und darum wahrscheinlich auch der von ihm auf der Schalenoberfläche herzustellende Plasmamantel eingezogen wird.

Kanalsystem, das jedenfalls als das Aussparungsprodukt besonders gelagerter extrathalamer Plasmastränge aufgefaßt werden muß, die auf ihrer peripheren Oberfläche exogene Schalensubstanz zur Abscheidung gebracht haben. Ich vermute, daß sich auch für diese Kanalsysteme eine relativ einfache Formbildungsmechanik ergeben wird, vermag eine solche aber zurzeit nur für die vergleichsweise primitiven Verhältnisse zu geben, wie sie sich bei *Rotalia beccarii* finden, bei deren späterer spezieller Besprechung das Diesbezügliche mitgeteilt werden wird.

4. Das äußere Schalenhäutchen, dessen Existenz in vielen Fällen als fragwürdig erscheint, pflegt auch da, wo sein Vorhandensein anerkannt werden muß, von außerordentlicher Dünnheit zu sein; es ist in der Regel noch dünner und unscheinbarer als die innere Pseudochitintapete. Es stellt die äußerste Umgrenzung der Schale nach außen hin dar und könnte als äußere Pseudochitintapete bezeichnet werden, da es reichlich mit Pseudochitin durchtränkt und relativ kalkarm ist. Seiner Lage nach ist es bei imperforaten und perforaten Kalkschalen zwar homolog, seiner Genese nach aber in den meisten Fällen durchaus nicht. Bei imperforaten Kalkschalen entsteht, wie früher (p. 113) erwähnt, das äußere Schalenhäutchen als erste Wandbildung der kammerbauenden Sarkode nach dem äußeren Meerwasser hin und bleibt normalerweise dann auch späterhin die äußere Grenzschicht der Kalkwand; bei den perforaten Kalkschalen dagegen ist das äußere Schalenhäutchen als nach der Meerwasserseite hin gelegene Grenzschicht der sekundär aufgelagerten exogenen Schalensubstanz anzusehen, sie ist hier also viel später erzeugt und behält auch begreiflicherweise ihre extreme Außenlage nicht dauernd bei, sondern wird während der einzelnen Abscheidungsperioden neuer sekundärer exogener Schalensubstanz stets von neuem wieder mit übergelagerten kalkigen Schalenschichten überzogen. Sie muß dabei stets ihre Bezeichnung an die Außenschicht der zuletzt übergelagerten exogenen Kalkmasse abtreten und wird dabei selbst zu einer jener linienhaft dünnen Zwischenschichten degradiert, die wir innerhalb der sekundären Schalensubstanz als Verursacherinnen der Schichtung der exogenen Kalkpartien kennen gelernt haben (Fig. XXXIII). Das »äußere Schalenhäutchen« perforater Formen ist hiernach eine sekundäre Bildung, die ihren Namen nur so lange trägt, als sie noch nicht von weiterer sekundärer Kalkmasse überdeckt ist, und die ihn dann aber an ihre Nachfolgerin auf der Außenseite der neu aufgelagerten sekundären Masse abgeben muß.



Figur XXXIII.
Entkalkter organischer Schalenrest von *Truncatulina lobatula;* man sieht von der unteren Schalenfläche aus in den Schalenhohlraum hinein. Die Schalenwand zeigt die Schichtung der sekundären exogenen Schalensubstanz; das innere und äußere Schalenhäutchen treten wenig hervor. Die Poren besitzen dagegen eine relativ starke Pseudochitinauskleiduug. Vergr.: 150:1.

Da wir aber einen Teil der perforaten Kalkschaler von imperforaten Kalkschalern abzuleiten haben, so ist die Brücke hier namhaft zu machen, welche diese im allgemeinen vorhandenen Gegensätze in dem Verhalten des äußeren Schalenhäutchens bei imperforaten und perforaten Kalkschalern in stammesgeschichtlichen Konnex zu bringen erlaubt. Die ersten Übergänge sind in solchen imperforaten Formen gegeben, die, wie die früher (p. 116) erwähnte *Cornuspira polarisans* nov. und *Cornuspira tentaculata* nov., offenbar durch einen von der Schalen-

mündung aus über die rückwärtige Schalenaußenwand hinübergeschickten Sarkodeanteil, exogene sekundäre Schalensubstanz abzulagern vermögen, denn in solchen Fällen muß das äußere Schalenhäutchen ja ebenso wie bei perforaten Formen seine ursprüngliche Grenzlage an der Oberfläche durch die sekundäre Überdeckung nachträglich wieder verlieren. Bei den porenarmen primitiven Spirillinen, wie z. B. bei *Spirillina spinigera* Chapm. (Taf. VII Fig. 3, 4 P), nähern sich die Verhältnisse denjenigen normaler engerer Perforierung dadurch, daß hier die inneren Sarkodeteile mit den äußeren, welche die exogene sekundäre Substanz zur Abscheidung bringen, durch die Poren hindurch ungehindert in direkten Konnex treten können; was hier nur der geringen Porenzahl entsprechend an vereinzelten Stellen geschieht, wird dann bei der engeren Perforation der meisten übrigen Perforaten zu einer allgemeineren Erscheinung. Bei den primitiven Spirillinen, die wir als Übergang eingesetzt haben, liegen die sekundär überschichteten Kalkmassen zuweilen noch so lose übereinander, daß sie sich durch geeignete Drucke von der Schalenwand absplittern lassen; so ist z. B. bei dem Taf. VII Fig. 5 abgebildeten Exemplar eine dünne Kalklamelle, die die ganze Schale überzog, von mir abgehoben worden, und ein Stück einer zweiten, die unter ihr lag, ist, wie die Figur zeigt, an der Mündung abgesprengt, während sie an der rechten Seite der Figur noch die unregelmäßige Umgrenzung der Schale besorgt.

Bei dem reichlichen Konnex der stärker perforierten Spirillinen (Taf. VI Fig. 6) wird die Versinterung der exogenen Schalensubstanz mit dem jeweils überdeckten äußeren Schalenhäutchen dann eine so intime, daß eine Absplitterung der exogenen Schichten und ein hiermit verbundenes Freilegen des sekundär überdeckten früheren »äußeren Schalenhäutchens« nicht mehr möglich ist.

8. Mechanik der Entstehung der sogenannten Schalenhäutchen.

Wenn wir die im vorigen Kapitel erörterten Strukturverhältnisse der Schalenwand auf ihre Entstehungsgeschichte hin prüfen, so können wir sagen, daß die ursprünglich flüssige kolloidale Masse, die unter Gelatinierung und nachträglicher Verkalkung die feste Kalkwand erzeugt, an ihren beiden Grenzflächen, also auf ihrer Innenwand sowohl als auf ihrer Außenwand, eine sehr dünne Oberflächenschicht erzeugt, die weniger Kalk und mehr organische Pseudochitinsubstanz enthält als die zwischen diesen Grenzflächen gelegenen inneren Wandpartien. Es drängt sich hier die Vermutung auf, daß diese Grenzschichten ursprünglich nichts weiter sind als einfache Niederschlagsmembranen, die sich unter Gelatinierung durch die Berührung mit einer andersgearteten Substanz ebenso gebildet haben, wie dies auch bei anorganismischen[1]) Kolloiden an der Berührungsfläche mit fremden Substanzen so vielfach geschieht. Dabei spielt es keine Rolle, ob die angrenzende andersartige Substanz das nach

[1]) »Organismisch« nach meiner Nomenklatur = im lebenden Organismus in normaler Lage und Wirksamkeit befindlich; im Unterschied zu »organisch«, worunter isolierte Produkte verstanden werden, sofern sie nur von einem Organismus herstammen. Anorganismische Kolloide soll also heißen, Kolloide, die nicht mehr im lebenden Organismus in gewohnter Position stehen; sie können organisch sein, wie etwa Kanadabalsam, oder anorganisch wie etwa SiO_2 *aq.*

außen angrenzende Meerwasser, wie bei dem äußeren Schalenhäutchen der Mehrzahl der Imperforaten; oder ob die andere angrenzende Substanz die Sarkode selbst ist, wie allgemein bei dem inneren Schalenhäutchen und außerdem noch bei dem passanten äußeren Schalenhäutchen sekundär aufgetragener exogener Schalensubstanzen bei einer Anzahl von imperforaten Formen und allgemeiner bei den perforierten. Bei der exogenen Überschichtung neuer Kalklagen im letzterwähnten Falle wird über die frühe Niederschlagsmembran neue Wandmasse übergelagert und diese erzeugt an ihrer Außenfläche wiederum eine neue Niederschlagsmembran, die früheren aber, die überdeckt worden sind, bewirken die Schichtung der exogenen Schalenmasse (Fig. XXXIII). Die Dicke der betreffenden Niederschlagsmembran ist gerade wie bei anorganismischen Kolloiden sehr verschieden; in der Mehrzahl der Fälle aber ebenso wie dort außerordentlich gering, in manchen Fällen dünn bis zu gänzlicher Unsichtbarkeit[1]).

Ausgeschlossen bleibt dabei nicht, daß namentlich das »innere« Schalenhäutchen nach seiner Erzeugung als Niederschlagsmembran noch spätere, eventuell chemische, Umänderungen erfährt, wie früher für die Erstlingskammern von *Rotalia beccarii* vermutet (cf. p. 112) wurde, und sicher ist, daß eine dem Schalenhäutchen sehr nahestehende Pseudochitinsubstanz sekundär noch über die ursprüngliche Niederschlagsmembran wenigstens lokal ausgebreitet werden kann; so fand Winter (**07** p. 35) bei *Peneroplis* die innere Schalenhaut zuweilen monströs verdickt, wenn die Kalkwand aus irgend einer Störung an irgend einer Stelle zu dünn ausgefallen war, oder er sah Schalendurchbohrungen, die von parasitären Organismen herrühren mochten, durch dicke Pseudochitinpfropfen verschlossen, die mit 4 μ oder mehr Höhe annähernd zehnmal so dick sein konnten als das innere Schalenhäutchen, dem sie aufsaßen. Ähnliche Erscheinungen sind mir auch von anderen Formen bekannt.

---

[1]) Wie man eventuell Niederschlagsmembranen, die wegen ihrer Dünnheit unsichtbar sind, trotzdem noch auf flüssigen Substanzen nachweisen kann, habe ich an einem anderen Orte gezeigt; vgl. Zschr. allgem. Physiol. (Verworn) v. 1 1902 p. 340.

Die Schalenöffnungen.

Es lassen sich zwei Arten von Öffnungen in der Schalenwand unterscheiden, einmal die allen Foraminiferen zukommende »Schalenmündung«, und dann die auf die perforaten Formen beschränkten »Wandporen«; wir besprechen zunächst die Mündungen.

A. Die Schalenmündungen.

Die Mündung stellt für imperforate Schalen die einzige Öffnung in der Schalenwand dar, durch welche der die Schale bewohnende Weichkörper in die Umgebung mit seinen Pseudopodien hinausgreifen, dort Nahrung aufnehmen, verbrauchte Stoffe abgeben und Lokomotion ausführen kann; bei perforaten Formen ermöglicht sie die allerdings nicht immer benutzte Gelegenheit[1]) zur Einfuhr größerer Nahrungskörper, die durch die engeren Poren nicht hindurchtreten könnten; bei sämtlichen Formen bestimmt sie außerdem den Ausflußpunkt für die weiter bauende Sarkode und wird somit zu einem mechanischen Hauptfaktor bei Hervorbildung der Zuwachsstücke, bzw. der Kammerform und hierdurch auch der gesamten Schalengestalt (cf. p. 55, 56, 65).

Schon bei den primitiven Formen der *Saccamminidae* macht sich frühzeitig das Bestreben[2]) erkennbar, die Mündung nicht zu weit, sondern möglichst eng zu gestalten, offenbar um keine zu große Einfallspforte für parasitäres Gesindel zu bieten (cf. außer Rhumbler **94** p. 587 und **06** p. 75 auch Kemna **04** p. XXXIII). Dieses Streben nach enger Mündung wird dann aber zeitweise bei den *Rhabdamminidae* mit Einführung des kontinuierlichen Röhrenwachstums aufgegeben, und hier wird dann die Mündung einfach durch das offene nicht verengte Röhrenende gebildet (Taf. II Fig. 18—20, 22). Die Vorzüge einer Mündungsverengerung wurden zeitweise den größeren Vorteilen gegenüber preisgegeben, welche das kontinuierliche Röhrenwachstum dem umständlichen Expansionswachstum oder Interkalarwachstum der niederen Saccamminiden gegenüber bot (cf. p. 46). Auch bei den *Ammodisculinidae*[3]) (Taf. IV—VII) herrscht die

---

[1]) Oftmals werden die Nahrungskörper vor der Schale »extrathalam« verarbeitet, und es gelangt nur ganz kleines Nahrungsmaterial in das Schaleninnere hinein, das eventuell auch durch die Wandporen eingelassen wird oder wenigstens eingelassen werden könnte.

[2]) »Bestreben« in selektionistischem Sinne, d. h. engmündige Individuen behalten vor weitmündigen im Kampf ums Dasein die Oberhand.

[3]) Zuweilen bricht aber auch hier das Streben nach kleiner Mündung deutlich insoweit wenigstens durch, daß ausgewachsene Gehäuse, die also mit dem kontinuierlichen Röhrenwachstum offenbar Schluß gemacht haben, ihre Mündung auf ein engeres Lumen zusammenziehen, z. B. Taf. III Fig. 2, Taf. IV Fig. 2—4.

endständige unverengte Mündung am Röhrenende fast noch allgemein und wird sogar noch bei *Tubinella* (Taf. IX Fig. 9) und einzelnen primitiven Miliolinideu, so bei *Nodobacularia* (Taf. IX Fig. 10—15), bei einigen *Articulinae* (Taf. XI Fig. 22, 23) *Vertebralinae* (Taf. XII Fig. 2—5) und bis zu einem gewissen Grade auch bei *Spiroloculina* (Taf. XI Fig. 4—5) angetroffen; während sie bei allen nachfolgenden höheren systematischen Gruppen wieder einer Verengung der Mündung (dem Kammerdurchmesser gegenüber) den Platz räumt. Das Verschwinden der weiten Mündung des offenstehenden Wachstumsendes geht auf allen phylogenetischen Entwicklungslinien mit der Kammerbildung Hand in Hand (cf. p. 54).

Die relative Weite der Mündungen ist in den einzelnen Fällen recht verschieden; es wäre z. B. ganz falsch anzunehmen, daß die Mündung notwendig um so größer sein müsse, je größer die von den Kammerwänden umschlossene Hohlräume sind, wie man leicht vermuten zu dürfen glauben könnte, damit dem größeren Weichkörper eine größere Passage nach außen vergönnt sei; so besitzt z. B. einer derartigen Erwartung entgegen die auf ein großes Innenvolumen ausgebaute (kuglige) erwachsene *Saccammina* oftmals eine sehr enge Mündung, zuweilen enger noch als bei dem Fig. 6 Taf. I abgebildeten Exemplar, während die ihr systematisch nahestehende viel weniger raumhaltige *Proteonina difflugiformis* (Brady) eine relativ viel weitere Mündung besitzt (Taf. II Fig. 11) und die Fig. 6 Taf. II abgebildete *Proteonina amblystoma* nov. sogar eine im Vergleich zu ihrem Wohnraum so weite Mündung zeigt, daß diese Eigenschaft in ihrer Speziesbezeichnung Ausdruck fand; man vergleiche auch das Mißverhältnis, welches sich zwischen der Taf. XI Fig. 7 abgebildeten großmündigen *Miliolina cuneata* und der ebenda in Fig. 16, 17 dargestellten engmündigen *Miliolina tubulata* ergibt, oder die relativ weite Mündung der *Nodosaria calomorpha* (Taf. XX Fig. 21, 22) mit der viel engeren der *Nodosaria consobrina* (Taf. XX Fig. 6—10). Ja in einem gewissen Gegensatz zu der Erwartung: »je geräumiger die Kammer desto größer die Mündung«, kann man sogar als Regel — allerdings als eine solche mit Ausnahmen[1]) — beobachten, daß der Mündungsdurchmesser um so weiter hinter dem Kammerdurchmesser zurückbleibt, je stärker sich die Kammern zur Kugel aufblasen, und zur Ergänzung hinzufügen, je länger, je schlanker, je röhrenförmiger die Kammerform ist, desto weiter ist gewöhnlich (nicht immer) die Mündung[2]).

Wie die genannten Widersprüche gegen vernünftiges Erwarten zu erklären sind, läßt sich kategoriell nicht angeben; es spielen hier offenbar verschiedenartige Faktoren mit, die sich für die meisten Fälle noch nicht sicher übersehen lassen; der *Saccammina*-Weichkörper ist z. B. so stark mit mineralischen Bestandteilen, den sogenannten Sterkomen, beladen, daß das wirklich

[1]) Eine Ausnahme in dieser Hinsicht bieten viele Globigerinen, die bei ausgesprochen kugliger Kammerform recht weite Mündungen besitzen können.

[2]) Beispiele:

Relativ aufgeblasen und engmündig:	Relativ schlankkammerig und weitmündig:
Taf. VIII Fig. 19, 20	Taf. VIII Fig. 21
Taf. IX Fig. 16	Taf. IX Fig. 17
Ferner: Taf. I Fig. 6; Taf. IX Fig. 1, 2; Taf. XVI Fig. 3; Taf. XX Fig. 5.	Ferner: Taf. XVI Fig. 14; Taf. XVII Fig. 3, 6; Taf. XVIII Fig. 4; Taf. XXIV Fig. 2.

lebende Material im Inneren der Schale in weit geringerem Quantum vorhanden ist, als man der Gehäuseform nach vermuten sollte, und ähnliches mag öfter mitspielen; auf die Weitmündigkeit schlanker Kammerformen werden wir in dem Kapitel »Strangplastik« noch einmal zurückkommen.

Auch die Form der Mündungen wechselt in den verschiedenen Gruppen des Systems außerordentlich, kann aber innerhalb der Gruppen selbst äußerst konstante Ausbildung annehmen und ist auch für die einzelnen Spezies in den meisten Fällen so typisch, daß die Gestalt der Mündung neben ihrer Lagerung wichtige Speziesmerkmale abzugeben vermag. Die einfachste und ursprünglichste Mündungsform ist eine kreisrunde Öffnung ohne besondere Ausstattung, sie findet sich bei den vier untersten Familien, also bis zu den Nodosamminiden hinauf, von da an aber, wenigstens in gleich einfacher Form, nicht wieder.

1. Abweichende Mündungsformen bei Saccamminidae, Rhabdamminidae, Ammodisculinidae und Nodosamminidae.

Nur in seltenen einzeln aufzuzählenden Fällen treten auch in diesen Familien schon gewisse Abweichungen von der kreisrunden einfachen Mündungsform auf, wie sich nicht anders erwarten läßt, da ja die Mündungsformen der höherstehenden Familien sich auf die ursprünglichen kreisrunden zurückführen lassen müssen und darum Übergangsformen zu gewärtigen sind; so besitzen unter den Saccamminiden *Proteonina hystrix* (Egger), *Pilulina jeffreysii* schlitzförmige Mündungen, und bei *Millettella pleurostomelloides* (Millett) ist sie halbmondförmig und eingedellt; unter den Rhabdamminiden besitzt *Haliphysema tumanowiczi* var. *abyssicola* Goës eine ovale Mündung, und dieselbe erscheint bei *Hippocrepina indivisa* als breiter gebogener Schlitz; unter den Ammodisculiniden zeigt *Psammonyx* vielfach eine schlitzförmige Dehnung (Taf. III Fig. 2, 13, 21) und *Spirillina henseni* (Taf. VI Fig. 13) eine mehr oder weniger markante Dreieckform der Mündung; unter den Nodosamminiden endlich besitzt eine, vorläufig als *Reophax nodulosa* angesprochene Form (Taf. XX Fig. 1, 2) eine sternförmige Mündung. Die ovalen und schlitzförmigen Mündungen sind bei den genannten *Proteonina*, *Haliphysema* und *Psammonyx* mit einer gleichsinnigen Abplattung der Schale verbunden, die gleichfalls für ihre Gruppen ungewöhnlich ist; die Anomogenität der Sarkode, die zur Abplattung der Schale geführt hat, scheint auch das Mündungsplasma im gleichen Sinne beeinflußt zu haben; ähnlich ist die dreieckige Mündung der *Spirillina henseni* (Taf. VI Fig. 13) als Ausdruck der anomogenen Spannung der Sarkode zu verstehen, deren Wirkung sich auch in den dreieckigen Querschnitt der Spiralröhre kundgibt. Bei *Pilulina* aber sitzt der Mündungsschlitz auf einer kugligen Schale, so daß das Mündungsplasma hier seine eigenen von der Körpersarkode unabhängige Wege gegangen zu sein scheint.

Jenseits der Nodosamminiden im System aufwärts werden die Mündungsarten so mannigfaltig, daß wir sie im einzelnen nicht verfolgen können. Nur einige besonders hervorstechende Reihen sollen kurz erwähnt werden.

2. Mündungsverhältnisse bei den Miliolinidae (Miliolinidenzunge).

Die weitaus größte Mehrzahl der *Miliolinidae* besitzt eine einzig ihnen zukommende sogenannte Zunge, die gelegentlich, aber nicht so treffend, auch »Zahn« genannt wird, in ihrer

Mündung. Diese Zunge ist in den einfachsten Fällen (Taf. XI Fig. 7, 11, 15 *Z*) eine mehr oder weniger entwickelte Kalklamelle, die sich senkrecht auf die Wand der vorausgehenden Kammer aufsetzt und die gegen die Peripherie mit freier Kante endet, so daß sie die ursprünglich kreisrunde Mündung zu einer Hufeisenform mit peripherad gerichteter Konvexität umformt (Taf. XI Fig. 14). Das freie Zungenende kann sich dann verdicken (Taf. XI Fig. 17), häufig spaltet es sich dabei und nimmt Stimmgabelform an, oder es wird T-förmig (Taf. X Fig. 14), wobei der Querstrich des T sich so breit und plattenartig entwickeln kann, daß der Vertikalteil desselben fast ganz reduziert wird (Taf. X Fig. 12); in selteneren Fällen wird die Zunge zu einer queren halbkreis- oder halbmondförmigen Platte, die sogar etwas aus der Mündung herausgerückt eine kleine Strecke weit vor ihr auf der Vorderkammer aufgestellt sein kann, ein Verhalten, das für *Miliolina suborbicularis* (d'Orb) (Taf. XI Fig. 21) recht typisch ist; u. dgl. m. — Reckt sich der Mündungsteil wie bei *Spiroloculina* halsartig vor, so wird die Zungenlamelle mit in die Länge gezogen, ohne daß sie dabei ihre senkrechte Stellung zur Vorderkammer aufgibt (Taf. X Fig. 7, 8 und andeutungsweise auch Taf. X Fig. 11 sowie Taf. XI Fig. 7). In der Regel sind die Flächen der Zungen glatt, wenn aber die Außenwand der Schale ausgeprägtere Skulpturen trägt, so können dieselben auch auf die Zungenflächen übertreten (Taf. X Fig. 7; Taf. XI Fig. 15).

Bei dem primitivsten Genus der Milioliniden, bei der biformen *Nodobacularia* Taf. IX Fig. 10—15, 16), die sich als eine kalkig gewordene *Reophax* (cf. Taf. VIII Fig. 21) mit beginnender Spiraleinrollung auffassen läßt, fehlt diese Miliolinidenzunge noch[1]), aber gerade hier läßt sich ihre phylogenetische Herkunft in Gestalt einer Stützlamelle (Taf. IX Fig. 11, 15 *St*) erkennen, die ursprünglich als festigende Stütze des frei abstehenden Röhrenteils an den spiral eingewundenen Primordialteil des biformen Genus Verwendung fand, dann aber offenbar als Mündungsschutz in den genannten Modifikationen der höheren Formen weitere Ausbildung erfuhr. Die Schutzfunktion gegen Eindringlinge wird besonders deutlich, wenn sich die Zunge mit abwehrenden spitzen Zähnen bewaffnet, wie ich das andrenorts für *Miliolina ferox* Rhumbler[2]) gezeigt habe, oder wenn derartige Zähne durch Verschmelzung von seitlichen Ansätzen zu siebförmigen Platten umgewandelt werden, die für die (dieser Eigenschaft wegen) sogenannten »kribrostomen« Miliolinen charakteristisch sind, die z. T. aber auch direkt als Abscheidung schon im Mündungsgebiet verzweigter Pseudopodienstämme ihren Ursprung genommen haben mögen. Durch solche Siebe ist größeren Eindringlingen die Passage verlegt.

Bei *Miliolina circularis* fehlt jedes Äquivalent einer Zungenbildung, was diese Art von allen anderen Spezies des Genus *Miliolina* unterscheidet; hier ist das Fehlen aber fraglos eine sekundäre Rückbildungserscheinung und wahrscheinlich der schützenden Lebensweise dieser Form unter einem Sandzelte, das bereits oben (p. 97) Erwähnung und Darstellung (Textfig. XXVIII p. 96) fand, zuzuschreiben.

---

[1]) Auch bei der primitiven *Calcituba* und gewissen Ophthalmidien (Taf. IX Fig. 17, 18) fehlt die Zunge; bei einzelnen findet sie sich aber wie bei *Nodobacularia* als Stützlamelle vorgebildet (Taf. IX Fig. 19 *KL*).

[2]) In Zool. Jahrb. (Syst.), v. 24 1906 p. 47 t. 3 f. 29—31.

Der Mitteilung Winters (**07** p. 23) zufolge, daß der megalosphärische Embryo, bevor er seine erste Kammer als Blase vorschickt (cf. p. 113), zuerst den Miliolinenzahn anlegt, darf vielleicht vermutet werden, daß diese Bildung auch sonst bei anderen Miliolinideu nicht gleichzeitig mit der übrigen Schalenwand zur Anlage kommt, sondern daß es sich um eine sekundäre exogene Schalensubstanzablagerung der früher besprochenen Kategorie (p. 116) handelt, welcher auch die Fußbodenplatte des *Peneroplis* (Taf. XII Fig. 10 *Fbpl*) zugehört.

Die Mündungsplatte der *Miliolinidae* ist dem Gesagten zufolge eine Zusatzbildung, ein ungewöhnliches Plus zur Mündung, das abgesehen von einer einzigen Ausnahme, nämlich *Sphaeroidina bulloides*, ganz isoliert steht[1]), das zuweilen aber auch hier primär, bei niederen Formen, oder sekundär, bei höheren Formen, fehlen kann.

3. Die Mündungsporen der Orbitoliten.

Die in ihrem späteren Wachstum zyklischen Schalen der Orbitoliten sind auf ihrer peripheren schmalen Randseite mit einer großen Zahl von Mündungen ausgestattet [entsprechend den Mündungsporen von *Archiacina* (Taf. XII Fig. 16)], die aus Unterkämmerchen herkommen, aber in ihrer auf dem schmalen Scheibenrande stehenden Gesamtzahl als Mündung der Schlußkammer anzusehen sind, die sich in einzelne Mündungsporen zerlegt hat. Daß diese Zerlegung der Mündung in eine größere Zahl von Mündungsporen zur Ausbildung der Unterkämmerchen geführt hat, wurde oben p. 79 schon auseinandergesetzt, und interessiert uns hier augenblicklich nicht; es handelt sich jetzt nur um die genetische Entwicklung der ursprünglich einheitlichen Mündung zu einer Mehrzahl von Mündungsporen.

Eine ursprünglich weitmündige *Vertebralina*[2]), etwa wie die Taf. XII Fig. 2—5 abgebildete *V. auriculata*, oder auch eine *ophthalmidium*- oder *spiroloculina*-ähnliche Stammform[3]) mit trompetenähnlicher Mündung wird durch Abplattung eine langgestreckte schlitzförmige Mündung erhalten haben; diese schlitzförmige Mündung zerfiel von ihren Enden aus in einzelne Mündungsporen, wie es heute noch bei den sogenannten *Dendritina*-Formen der *Peneroplis*-Gruppe zur Beobachtung kommt; auf der *Peneroplis*-Stufe der Reihe ist dann bereits der langgestreckte Mündungsschlitz vollständig in Mündungsporen aufgelöst und dieses Verhältnis dauerte an, als die *Peneroplis*-artigen Vorfahren über *Orbiculina*- und *Archiacina*-artige Vermittler infolge zyklischen Wachstums und der Unterteilung ihrer zyklischen Endkammern in Unterkämmerchen zu echten Orbitoliten wurden.

Im Grunde genommen ist es die Abplattung der *Orbitolites*-Schale, die zunächst zu schlitzförmiger Ausgestaltung, dann zum Zerfallen der Mündung in Mündungsporen auf Grund der später zu besprechenden Mündungsstrangplastik geführt hat; die Mündungsporen selbst wurden

---

[1]) Die milioliden-zungenähnliche Mündungsplatte, welche die Rotaliaride *Sphaeroidina bulloides* (Taf. XXXVIII Fig. 18, 19) auszeichnet, wird später im systematischen Teil behandelt werden.

[2]) *Vertebralina* selbst kann als eine uniform aufgerollte *Nodobacularia* mit etwas verkürzten Kammern angesehen werden (vgl. Taf. IX Fig. 13 mit Taf. XII Fig. 4).

[3]) Die Orbitoliten sind polyphyletischen Ursprungs (cf. unten im systematischen Teil).

dann die direkte Ursache der typischen Orbitolitesausbildung durch Herbeiführung des zyklischen Wachstums und der Unterteilung der Kammern in Unterkämmerchen in der früher (p. 79) ausgeführten Weise.

4. Die Hauptformen der Mündungen bei Textuliniden.

Die kreisrunde Mündung, die für die Nodosamminiden Regel ist, erleidet innerhalb der *Reophax nodulosa*-Gruppe bei gewissen Vertretern, die sich durch ihr ungekammertes Primordialende als primitive Formen erweisen (Taf. XX Fig. 1), eine Komplikation dadurch, daß sich der periphere Mündungsrand radiär rosettenförmig auslappt; die Mündung wird dadurch mehr oder weniger sternförmig. Diese sternförmige Mündung wird durch das biforme Genus *Bigenerina*[1]) welches die Textuliniden mit den Nodosamminiden verbindet, auch zu den *Textulinidae* mit hinübergenommen; sie erleidet hier aber mannigfache Modifikationen, die sich z. T. in der Spezies *Bigenerina nodosaria* nebeneinander finden. Schon Brady (**84** p. 377) hat hervorgehoben, daß die biformen Schalen eine auffällig starke Variation ihrer Mündungsformen erkennen lassen — die biformen Spezies dokumentieren sich eben auch in dieser Beziehung als Übergangsformen, die Ausgangspunkte für neue Entwicklungsbahnen abgeben. — Während die Mündungsansicht des Taf. XIV Fig. 15 abgebildeten Exemplars noch ganz die Mündungsrosette der erwähnten *Reophax* (Taf. XX Fig. 1) zeigt; haben sich bei dem Fig. 14 Taf. XIV dargestellten Individuum die Rosettenarme schmal ausgereckt und ein Arm hat sogar eine selbständige Mündungspore, auf die es uns hier vor allem ankommt, an seinem distalen Ende abgeschnürt; wir sehen durch diese Abschnürung von Mündungsporen, die auch sonst bei Bigenerinen nicht selten auftretenden siebförmigen Mündungen mit der Rosettenform in genetische Beziehungen eintreten. Das Taf. XIV Fig. 16 wiedergegebene Mündungsbild führt dagegen eine dreistrahlige Mündungsform mit sehr schlanken schlitzartigen Armen vor, von welchen der in der Figur nach oben gerichtete Arm den beiden seitlichen gegenüber nicht unerheblich reduziert erscheint. Diese dreistrahlige schlitzförmige Mündungsform kann unbedenklich als Ausgangspunkt für die Mündungsverhältnisse andrer uniformer Textuliniden gelten; denkt man sich die Mündung mit ihren seitlichen Schenkeln der Mündungswand der Vorderkammer genähert oder angelagert — wo sie sich ja bei uniformen Schalen tatsächlich befindet und befinden muß, damit sie beim Kammerneubau die Medianhohlkehle mit Plasma beschicken kann (cf. p. 82)[2]) — und nun den dritten Arm vollständig reduziert, so erhalten wir eine schmale schlitzförmige, der Vorderkammer anliegende Mündung, wie sie beispielsweise Taf. XIV Fig. 19 für *Textularia agglutinans* abgebildet ist. Denkt man sich aber umgekehrt die seitlichen Arme der Fig. 16 Taf. XIV reduziert, und den nach oben stehenden Arm dafür entsprechend stärker entwickelt, so erhalten wir eine auf der Medianwand der Vorderkammer senkrecht stehende schlitzförmige Mündung, wie sie sich gleichfalls bei vielen Textuliniden findet, und wie sie vor allem dann im

---

[1]) Sein Primordialende ist nach dem textularoiden, sein Wachstumsende nach dem nodosaroiden Typus gebaut und seine Schalenkomposition ist wie jene der beiden Gruppen, die es verbindet, arenos.

[2]) Würde diese Annäherung oder Ablagerung an die Medianwand der Vorderkammer unterbleiben, dann könnte eben kein uniformer Textulinidentypus entstehen, sondern das nodosamminidenförmige Wachstum würde seinen Fortgang nehmen.

Bereiche reinkalkiger *Textulinidae* zu deutlicher Vorherrschaft gelangt (Taf. XVI Fig. 4, 7, 9, 10, 23, 24; Taf. XVII Fig. 2, 4, 8, 16, 23). Wie die zitierten Figuren zeigen, kann die Mündungsform dann in mannigfacher Weise modifiziert werden durch Lippenbildung, durch Tütenbildungen, die sich vom Mündungsschlitz trichterartig in die Tiefe senken, durch Ausbildung von Zahndornen (Taf. XVII Fig. 6, 21; Taf. XVIII Fig. 4a), durch Abschnürung eines Teils der Mündung als zweite Mündung (*Mimosina* Taf. XVIII Fig. 4a, 4c) u. dgl. m.

Daß neben den genannten Reihen auch eine andere mit eigentümlich schraubig eingedellten Mündungen, die Beziehungen zu der Ammodiskulinide *Turritellella* erkennen läßt, in das Bereich der Textuliniden einfließt, wurde bereits oben (p. 85) näher ausgeführt.

5. Die Mündung der Nodosariden.

Auch die Mündungsformen der Nodosariden lassen sich wieder von derjenigen der Taf. XX Fig. 1 und 2 abgebildeten früher (p. 126) genannten Nodosamminide ableiten, die ich vorläufig der *Reophax nodulosa*-Gruppe zuzähle. Die hier bereits vorliegende Sternform der Mündung wurde zum Grundtypus der ganzen Familie der reinkalkigen *Nodosaridae* (Taf. XX Fig. 5; Taf. XXIII Fig. 4a, 5a, 20). Im Einzelfalle entwickelten sich aber auch hier mannigfache Abweichungen von diesem Grundtypus. Zunächst ist die Zahl der Strahlen großem Wechsel unterworfen[1]) (z. B. p. 68 Textfig. XIII A, c 9strahlig, Textfig. XIII B, c nur 4strahlig).

Die Sternform kann dadurch noch eine ausgeprägtere auffälligere Ausbildung erlangen, daß die zwischen den Mündungsstrahlen stehenbleibenden zahnartigen Wandteile (Taf. XX Fig. 5) sich teilweise (Taf. XXII Fig. 36) oder sämtlich wulst- bis leistenartig verdicken (z. B. Goës **94** t. 9 f. 520, 523, 525) oder sie kann im Gegensatz hierzu auch dadurch mehr oder weniger verwischt werden, daß dieselben zahnartigen Zwischenfelder sich aus der Ebene des Strahlenzentrums herausbiegen und dann in der Richtung der Längsachse der Schale frei nach vorne vorragen (Taf. XX Fig. 14, 15); sie können sich in seltenen Fällen aus dieser Lage heraus sogar fontänenartig nach außen umbiegen, so daß dann ein Stern entsteht, dessen Strahlen nicht mehr aus Schlitzen, sondern aus solider Kalkmasse bestehen, wie dies in den Figuren 32 und 32a auf Taf. XX von einer *Lingulina* abgebildet ist, die ich vorläufig als *quadrifalcata* bezeichnet habe. In derartig ausgesprochener Form sind solche kalkige, strahlig nach außen gebogene, Mündungszähne aber sonst nicht bekannt, meist werden sie beim Umbiegen stark reduziert und erscheinen nur noch als Höcker (Taf. XX Fig. 19; Taf. XXI Fig. 21) oder als Knöpfchen (Taf. XXI Fig. 11, 27), die durch Zusammenfließen zu ganz einheitlichen und oft unregelmäßigen Mündungsrandwülsten werden können, so daß hierbei der ursprünglich strahlige Mündungsbau ganz verlischt (Taf. XXI Fig. 7, 24). Häufig lösen sich die Radiärschlitze der ursprünglichen Sternmündung von dem zentralen Mündungsloch ganz ab (Textfig. XIII A, c p. 68). Das zentrale Mündungsloch kann dabei ganz schwinden, so daß die auseinander gewanderten

[1]) Die am häufigsten vorkommenden Zahlen dürften zwischen sechs und zwölf liegen, aber auch erheblich mehr (bis 100) oder weniger Strahlen kommen vor.

radiären Mündungsschlitze dann allein die Pforten für das Mündungsplasma vorstellen[1]). In manchen Fällen werden einzelne der Radiärschlitze stärker ausgebildet als die übrigen[2]), so z. B. bei denjenigen uniformen *Cristellaria*-Spezies, die ihre Mündungswand mit einer Eindellung (Textfig. XXV E p. 77) für die kommende Anlage der Neukammer versehen (p. 78); hier führt ein besonders verbreiteter Schlitz in die Hohldelle hinein; er ermöglicht, erleichtert und sichert durch seine Lagerung dem kammerbauenden Plasma den Eintritt in die Hohldelle.

Eine Streckung der Kammern in einer Richtung kann eine Streckung der Mündung in gleicher Richtung zur Folge haben, die sich bis zu langer schmaler Schlitzgestalt (bei gewissen Lingulinen) steigern kann[3]). Bei dieser Streckung des Zentralteils der Mündung werden die Strahlen mehr und mehr reduziert[4]); sie fehlen dann in vielen Fällen ganz (Taf. XX Fig. 31; Taf. XXIII Fig. 17a).

Weitere Besonderheiten erhält die Mündung dadurch, daß sie auf eine flaschenhalsähnliche Schalenverlängerung verlagert werden kann, z. B. bei vielen Nodosarien (Taf. XX), Lagenen (Taf. XX—XXII) und bei dem Genus *Uvigerina* (Taf. XXIII Fig. 23—30); besonders merkwürdig erscheinen die sogenannten »entosolenen« Mündungsbildungen, bei welchen der Flaschenhals in das Innere des Schalenhohlraums hineinhängt. Solche entosolene Mündungsröhren pflegen bei gewissen Lagenen am stärksten entwickelt zu sein (Taf. XXI Fig. 28—33; Taf. XXII Fig. 5, 6, 8 usw.), kommen aber auch bei manchen Nodosarien (Taf. XX Fig. 22, 26), bei *Dimorphina lingulinoides* (Taf. XXIII Fig. 17) und bei wenigen Polymorphinen (Taf. XXIII Fig. 19—21), mehr oder weniger deutlich entwickelt vor. Über die eventuelle phylogenetische Bedeutung dieser entosolenen Bildungen sowie über das häufigere Vorkommen einer zweiten Mündung am aboralen Pole der Lagenen wird später bei Besprechung der *Nodosaridae* im systematischen Teil Näheres mitgeteilt werden; über die eigenartigen fistulosen Bildungen (Taf. XXIII Fig. 18), die bei Polymorphinen und Christellarien vorkommen, ist oben p. 40 bereits berichtet worden. Bei all diesen im letzten Absatz genannten Sonderbildungen geht die ursprünglich strahlige Ausbildung der Mündung mehr oder weniger vollständig verloren.

6. Die Mündungsverhältnisse bei den übrigen Familien.

Die Mündungsverhältnisse der noch nicht behandelten übrigen Familien sind im einzelnen so mannigfach, daß sich eine eingehendere allgemeine Besprechung derselben nicht lohnt; bei systematisch wichtiger Sonderausbildung wird das Nähere im systematischen Teil mitgeteilt werden; nur soviel mag hier angeführt werden, daß als Grundtypus wenn auch nicht als Ausgangstypus für die Mündungen der *Trochamminidae* und der von ihnen abzuleitenden *Rotaliaridae* eine mehr oder weniger halbmondförmige Mündung zu gelten hat, welche innerhalb der Spiral-

[1]) cf. Fornasini **98**b t. 1 f. 8a, 20a oder Egger **98** t. 17 f. 10, 40.

[2]) Eine gute Abbildung dieser Verhältnisse findet sich bei Fornasini (**01** p. 64 Fig. 16); auch hier führt der prävalierende Strahlenschlitz auf die prospektive Flußfläche.

[3]) Z. B. Fornasini **01** p. 57 f. 10.

[4]) Gestreckte Mündungen mit mehr oder weniger stark reduzierten Strahlenschlitzen finden sich z. B. abgebildet bei Fornasini **02** p. 43 f. 44; p. 49 f. 50.

hohlkehle (cf. p. 74) auf der Basisnaht der Mündungswand sitzt, so daß ihre zentrale Umgrenzung in der Regel von der Wand des voraufgehenden Umganges gebildet wird (Textfig. XXI p. 74; Taf. XXIV Fig. 15b; Taf. XXV Fig. 10b; Taf. XXVI Fig. 3, 7, 12, 13; Taf. XXVII Fig. 2; Taf. XXVIII Fig. 4; Taf. XXIX Fig. 1c, 2; Taf. XXX Fig. 7 usw.). Innerhalb dieser Mündungswandnaht kann sie aber bei den verschiedenen Genera und Spezies eine sehr verschiedene Stelle einnehmen, sie kann auf dem vorausgehenden Umgang reiten (Taf. XXVI Fig. 1c, 5, 7; Taf. XXXI Fig. 19) oder sich bei asymetrischen Schalen ganz auf die involvente (Taf. XXV Fig. 10b; Taf. XXVII Fig. 2; Taf. XXVIII Fig. 4 usw.) oder auch, was allerdings viel seltner geschieht — ganz auf die evolvente Seite hinüberschieben (z. B. bei manchen Truncatulinen).

Nur die primitiveren Formen unter den *Trochamminidae* zeigen diese nahtständige Aufstellung der Mündung an der Basis der Mündungswand noch nicht oder wenigstens bei biformer (bischofsstabförmiger) Ausbildung nicht in ihrem ganzen Verlaufe; bei ihnen liegt öfters die Mündung noch mehr oder weniger weit vom Rücken der letzten Windung abgerückt (Taf. XXIV Fig. 11, 12); sie vermitteln dadurch als »Ausgangstypen« den Anschluß an die Nodosamminiden mit zentral in der Mündungswand gelegener Mündung; bei biformen Schalen wird die typische Nahtständigkeit der Mündung zuerst im primordialen Schalenteil erreicht, während das Wachstumsende aus den p. 78 für *Haplophragmium tenuimargo* entwickelten Gründen die zentrale Mündung (nach Nodosamminidenart) noch beibehält (Taf. XXIV Fig. 6).

Über die besonderen Mündungsverhältnisse, welche das, bei einzelnen Gruppen vorkommende, acervuline, d. h. durch unregelmäßig gehäufte multiple Kammerbildung ausgezeichnete, Schalenwachstum verursachen, wurde bereits oben p. 86 Ausreichendes mitgeteilt.

Bei den höheren Rotaliariden wird der Mündungsrand häufig durch besondere Lippen-, Leisten- oder Dachbildungen ausgesteift oder geschützt (Taf. XXVI Fig. 1c, 7, 23; Taf. XXVII Fig. 2, 18b; Taf. XXX Fig. 21 usw.), während derartige Bildungen bei den Trochamminiden seltner angetroffen werden oder unvollkommener entwickelt sind (Taf. XXIV Fig. 11).

Bei *Polystomella* ist die Mündung in einzelne Mündungsporen zerfallen.

7. Die Entstehung der Mündung.

Die Mitteilungen über die Entstehung der Mündungen in der Schalenwand sind recht spärlich und es scheint nach diesen Mitteilungen, als ob ihre Herstellung nicht immer in gleicher Weise verliefe.

Max Schultze (**54**) ist wohl der erste, der den Kammerbau einiger Formen (*Polystomella* und einige Rotalinen) beobachtet hat. Nach ihm scheint die Neukammer zunächst als häutige Blase ohne besondere Mündung angelegt und die Mündung erst später durchgestoßen zu werden. Hiermit im Einklang zeigt die Fig. 7 Taf. XII abgebildete, am Wachstumsende der *Peneroplis* sichtbare aber etwas zusammengeschrumpfte Blase der Neukammer noch keine Mündung; sie wäre offenbar erst später durchgestoßen worden, wenn das Tier nicht abgestorben wäre.

Auch Schaudinn (**95** p. 195, 196) machte ähnliche Beobachtungen an *Calcituba*, die aber nicht alle für die reguläre Kammerbildung maßgebend sind, da es sich hierbei zumeist um nachträgliche Septenbildungen handelt, die später vom Plasma durchstoßen werden, nicht also um die primäre Kammerblase selbst, die während des Kammer-

neubaues in toto angelegt wird. Das Plasma zieht sich hier nach den Beobachtungen Schaudinns zeitweise für mehrere Tage mehr oder minder weit in die Schale zurück und scheidet als Deckel, einer Encystierung vergleichbar, eine Pseudochitinhaut ab, die dann an ihrer dünnsten Stelle im Zentrum wieder durchstoßen wird und dadurch eine mehr oder weniger unregelmäßige als Sarkodepassage[1]) dienende Durchbrechung erhält. In anderen Fällen rundet sich das ruhende Plasma an der Mündung — also innerhalb der bereits bestehenden Endkammer — kugelkalottenförmig ab und scheidet vom Rande der Mündung aus noch etwas Schalensubstanz ab, die nach der Mitte der Mündung allmählich dünner wird, bis im Zentrum nur die pseudochitinige Schalengrundsubstanz allein übrig bleibt; beim späteren abermaligen Ausfließen des Plasmas wird auch hier das Häutchen in der Mitte zerstört und es entsteht eine stark verengte Mündung mit scharfem Rande. Dieses Verhalten erinnert an das oben p. 47 für *Hippocrepina* angegebene, d. h. an eine sekundäre Zudeckelung des zu weit gewordenen Mündungsendes der Röhre unter Neuherrichtung einer kleineren Mündungsöffnung; es spielt sich dieser Durchstoß aber immer noch zeitlich getrennt von der eigentlichen Kammerbildung ab.

Maßgebender für das wirkliche Vorkommen einer Durchstoßung der primären Schalenhaut bei der Herstellung der Mündung ist das Verhalten der aus den Calcitubaröhren ausgewanderten Plasmastücke, die Schaudinn als »Plasmodien« bezeichnet hat, die aber wohl als besonders große Embryonen, wie sie auch von anderen Formen her bekannt sind (und die in diesen anderen Fällen zur Ausbildung von megalosphärischen Schalen führen) aufgefaßt werden dürfen. Nachdem diese Plasmamassen längere Zeit — gelegentlich über $^1/_4$ Jahr — selbständig frei gelebt haben, kugeln sie sich ab, und bedecken sich mit Schalensubstanz, die dann an irgend einer Stelle »vom Plasma durchbrochen wird«; das ausfließende Plasma lagert sich in Form eines rundlichen Stranges auf die Oberfläche der Kugel, so daß die Form einer Milioliniden-Megalosphäre als Ausgangspunkt für eine neue Schale gebildet wird (Schaudinn **95** p. 197).

So wenig also dem Gesagten zufolge an einer oftmaligen Entstehung der Mündung als Sakordedurchbruch durch die primäre Schalenhaut hindurch zu zweifeln sein wird, so legt eine Beobachtung Winters doch die Vermutung nahe, daß sich die Mündungsbildung gelegentlich auch anders vollziehen kann.

Winter (**07** p. 24) fand, daß sich das Plasma innerhalb der bereits oben p. 113 in ihrer Entstehung geschilderten Neukammerblase von *Peneroplis* an der Stelle mit der Blasenwandung zurückzieht, wo ein Mundporus gebildet werden soll. Hier würde also bei Entstehung der Mündung im Gegensatz zu den vorhergenannten Fällen eine Zugwirkung anzunehmen sein.

Für die Mechanik der Formgestaltung der Kammern spielt natürlich die Eventualität, ob die Mündung durch Durchstoßung oder durch Zurückziehung der primären Kammerblase entsteht, gar keine Rolle[2]).

[1]) Von einer »Mündung« kann man hier eigentlich nicht reden; es handelt sich vielmehr um ein Loch in einem sekundär gebildeten Diaphragma, das gar nicht einmal an das Außenmedium angrenzt, sondern irgendwo im »Innern« der Schale liegt.

[2]) Die oben (p. 103, 104) zur Erklärung abweichender Polarisationsverhältnisse herangezogene tangentiale Dehnung der primären Schalenhaut um die Mündungspore herum, würde beim Durchstoßen der Schalenhaut selbstverständlich genau ebenso eintreten müssen, wie bei einem eventuellen Zurückgezogenwerden derselben; denn jede Zugwirkung von der einen Seite wird ihrem mechanischen Effekt nach einer Stoßwirkung auf dem gleichen Radius von der anderen Seite her entsprechen (sie kann ja nach bekannten mechanischen Gesetzen durch sie ersetzt werden) und es ist bei diesem Entsprechen ganz gleichgültig, von welcher Seite her ursprünglich die Zug- oder Stoßwirkung kommt.

B. Die Wandporen[1]).

Die Anwesenheit einer Perforation der Schalenwand ist an keine bestimmte Schalenkonstitution gebunden, sondern kommt bei arenosen Schalen ebenso wie bei reinkalkigen vor. Der Ausbildungsgrad der Poren ist ein sehr verschiedener; weite robuste Poren, die in einigen Fällen die Ausbildung einer besonderen Mündung unnötig machen (Taf. XXVIII Fig. 30), kommen ebensowohl vor, als solche von unmeßbarer Feinheit, z. B. bei Nodosariden (Taf. XX bis XXIII). Im allgemeinen kann man sagen — ohne dies indes zu streng nehmen zu dürfen — daß die Poren um so dichter und um so zahlreicher beieinanderstehen, je feiner sie sind und daß umgekehrt ihre Anzahl um so geringer und ihr gegenseitiger Abstand um so größer ist, je größer ihr Durchmesser wird.

Die Poren dienen zum Auslassen von Sarkodeteilen, ganz sicher in den meisten Fällen vor allem zum Ausschicken der Pseudopodien, aber eventuell auch zur Installierung eines Sarkodemantels, dessen Existenz wegen der Abscheidung der exogenen Schalensubstanz anzunehmen (cf. p. 117), allerdings noch nicht beobachtet ist[2]); in den Fällen aber, in denen die Poren unnennbar fein werden, ist nicht anzunehmen, daß das körnchenführende Plasma mit seinen viel größeren Körnchen durch die engen Poren hindurchkommen kann; hier scheint die Perforation ausschließlich Atmungszwecken zu dienen, eine Funktion, die ebenso wie Aufnahme-[3]) und Abgabeprozesse andrer Art, auch gröberen Poren neben dem Auslassen der Sarkodeteile natürlich durchaus gewahrt bleibt.

1. Die Perforation in ihrer systematischen Verbreitung.

Eine echte Perforation fehlt der niedersten, fast durchweg solid sandschaligen Familie der *Saccamminidae* immer. Ihre Angehörigen besitzen zum Auslassen der Sarkode nur eine oder wenige, in seltenen Fällen jedoch ziemlich zahlreiche Mündungen. Am zahlreichsten sind die Mündungen, soweit bis jetzt bekannt ist, bei der exzeptionell kalkwandigen *Orbulinaria fallax* nov. (Taf. II Fig. 1—5); hier scheint sich die Schale auf bloßen Augenschein hin einem perforaten Zustand trotz einer gewissen Undeutlichkeit der Mündungen stark zu nähern; es ist aber, wie Kemna schon ausgeführt hat[4]), durchaus unwahrscheinlich, daß eine Vermehrung der Mündungen zur echten Perforation geführt habe, denn ganz abgesehen von den Gründen, die Kemna anführt und bei ihm nachgelesen werden können, besitzen alle Formen, die vom imperforaten zum perforaten Zustand überleiten, bereits eine vorherrschende Hauptmündung, neben der sich dann erst auf den Übergangsstufen erheblich kleinere und der Mündung selbst ganz unähnliche Perforationen in der Schalenwand einstellen; nie ist also eine größere Zahl von

---

[1]) Cf. auch Bütschli (**80** p. 24—26).

[2]) Wie man einen solchen Sarkodemantel eventuell nachweisen kann, auch wenn er sich wegen seiner Feinheit einer direkten Sichtbarkeit entzieht, habe ich früher für die zu den filosen Rhizopoden gehörige *Cyphoderia* gezeigt (in: Zschr. wiss. Zool., v. 61; 1895 (Festheft I für Ehlers) p. 60, 61).

[3]) Nach Pütters Untersuchungen ist bekanntlich eine diffusionelle Ernährung durch die Oberfläche des Körpers hindurch im Organismenreich sehr weit verbreitet. (Pütter **07**.)

[4]) cf. Kemna **04** p. XXXIII, XXXIV.

annähernd gleich großen Porenöffnungen ohne vorwiegende Ausbildung einer Hauptmündung bei derartigen als Übergänge deutbaren Formen anzutreffen, wie man erwarten sollte, wenn eine bloße Vermehrung der Anzahl der Mündungen (unter entsprechender Größenreduktion jeder einzelnen von ihnen) zur echten Perforation geführt hätte.

Die phylogenetischen Entwicklungsreihen, die von einem imperforierten zu dem perforierten Zustand der Schalenwand überführen, sind im wesentlichen nachfolgende: Erstens: imperforate *Ammodiscus* über imperforate *Cornuspira* nach perforater *Spirillina;* zweitens: imperforate *Nodosinella* über die perforate *Nodosinella* nach der perforaten *Nodosaria* und den gesamten durchweg perforierten *Nodosaridae;* drittens: imperforate kurzkammerige *Vertebralina* über den in seiner Embryonalkammer perforierten *Peneroplis* nach den *Orbitoliten* mit perforierter Embryonalkammer (z. B. *Orbitolites marginalis*); viertens: imperforate Textulinide zur perforaten Textulinide; fünftens schließlich: imperforate Trochamminide über perforate Trochamminide zu den durchweg perforierten *Rotaliaridae.* Diese Stammreihen besitzen auf ihrer ganzen Strecke nur Formen mit deutlich ausgebildeten Hauptmündungen[1]); die Poren stellen sich neben der Mündung ein, nicht durch Vermehrung der Mündungen[2]).

Auch für die sandigen Vertreter der röhrenförmigen *Rhabdamminidae* bleibt die Porenlosigkeit in weitem Umfange charakteristisch, jedoch findet sich bei der exzeptionell kalkig gewordenen Unterfamilie der *Tubinellinae* ein echt perforierter Vertreter, nämlich *Tubinella perforata* Rhumbler[3]), welche ziemlich grobe Poren in der Röhrenwand trägt, neben denen aber auch hier die stammesgeschichtlich überkommene viel größere Mündung andrer Tubinellen am Wachstumsende der Röhre in nicht zu verkennender Eigenart bestehen bleibt.

Von den Rhabdamminiden an kommt die Perforation in allen Familien bald spärlich, bald zahlreicher, bald allgemein auf die Genera verteilt vor.

Die Verbreitung der Perforation unter den höheren vorwiegend oder ausschließlich sandschaligen Familien der *Ammodisculinidae, Nodosamminidae, Textulinidae, Trochamminidae* ist, wie oben p. 30 schon erwähnt wurde, eine systematisch in keiner Weise fixierte, in demselben Genus, vielleicht sogar in derselben Spezies können perforate oder imperforate Vertreter nebeneinanderstehen. In vielen Fällen ist der Nachweis der Poren durch die Rauhigkeit der Schalenwand oder auch durch Reliefpunktierungen der Pseudochitinteile der Schalen außerordentlich erschwert, und ihre Anwesenheit oder Abwesenheit in der Literatur gar nicht berück-

[1]) Bei *Peneroplis* und *Orbitolites* ist zwar die Hauptmündung im späteren Schalenteil in eine größere Zahl von »Mündungsporen« zerteilt, aber diese kommen für die sehr enge Perforation der Embryonalkammer gar nicht in Frage, da gerade die Embryonalkammer eine einheitliche relativ weite Hauptmündung besitzt (Taf. XII Fig. 7).

[2]) Wo eine größere Zahl von erweiterten Poren bei manchen höheren Formen auftritt (Poralmündungen) und die Mündung ersetzt (cf. p. 86), ist diese Erscheinung mit größter Bestimmtheit als sekundär anzusprechen, die Poren sind im Laufe der Stammesentwicklung so groß geworden, daß sie die von langher überkommene Mündung übertrumpften; in den Kammern des Primordialteils der Schale findet sich in solchen Fällen dann auch immer noch die altüberkommene prävalierende Mündung neben den kleineren Poren, die erst in den späteren Kammern ihre Vorherrschaft über die Mündung erlangen.

[3]) In Zool. Jahrb. (Syst.) v. 24; 1906, p. 27 t. 2 f. 5.

sichtigt; das gilt z. B. in erster Linie für die Angehörigen des Genus *Haplophragmium* und *Trochammina* unter den Trochamminiden, bei deren Einzelbesprechung im systematischen Teil noch Näheres mitgeteilt werden wird, aber auch für manche Textuliniden, wenn schon in einzelnen Fällen auch hier die Perforation äußerst deutlich entwickelt sein kann, z. B. Taf. XV Fig. 18.

Manche Kontroverse über Perforation und Nichtperforation fossiler Schalen, namentlich solcher aus den frühsten versteinerungsführenden Schichten, mögen ebenso wie die vielfachen Streitigkeiten über kalkige oder arenose Schalenkomposition (cf. Fußnote 3 p. 15) dieser geologisch frühzeitigen Formen, ihre Erledigung darin finden, daß auch hier perforierte und nicht perforierte, kalkschalige und sandschalige Ausbildung nebeneinander vorkommen, wenn schon die eine oder die andere Ausbildungsart bei gewissen Spezies an einzelnen Örtlichkeiten überwiegen oder Alleinherrschaft erlangen kann; natürlich steigert sich die Schwierigkeit einer sicheren Entscheidung bei den fossilen Formen durch die verschiedene und oft unzureichende Art ihres Erhaltungszustandes noch ganz bedeutend.

Die vorwiegend kalkschaligen Gruppen der *Miliolinidae,* und der Orbitoliten besitzen der Hauptmasse nach keine Poren, doch können hier die feinen porenähnlichen Grübchen, die sich bei mehreren Formen in der Schalenwand finden, vielleicht als unvollendete Vorläufer von echten Poren angesehen werden und wir wissen bereits, daß die Embryonalkammer von *Peneroplis* und *Orbitolites marginalis* eine echte enge Perforation besitzt, durch die hindurch Winter[1]) (bei *Peneroplis*) sogar Pseudopodien hervortreten sah.

Die höheren exklusiv kalkschaligen Familien der *Nodosaridae* und *Rotaliaridae* sind ausnahmslos perforiert.

2. Die Formgestaltung der Porenkanäle.

In der Regel sind die Porenkanäle in ihrem ganzen Verlaufe gleich weit, ihre Länge pflegt der Dicke der Schalenwand zu entsprechen, und ihre Mündungsenden stehen im allgemeinen senkrecht zu den beiderseitigen Oberflächen der Wände. Poren, die diesem gewöhnlichen Verhalten entsprechen, kann man als »durchstichartig« bezeichnen; sie sehen aus, als ob sie mit einer feineren oder gröberen Nadel senkrecht zur Wandoberfläche durch die Schalenwand hindurchgestochen wären. Da die senkrechte Einstellung der Porenkanäle zu den Wandflächen auch bei den lokal verschiedenartigen Krümmungen der Wandflächen gewahrt bleibt, so erhält man meistens — namentlich, wenn die Porenkanäle lang und eng (haarfein) sind — ein Beobachtungsbild, das einem Haarwirbel verglichen werden könnte, bei welchem die Haare in der Mitte senkrecht stehen und nach den Seiten hin radiär nach allen Richtungen auseinanderfallen (Taf. XII Fig. 7; Taf. XVII Fig. 6; Taf. XX Fig. 34; Taf. XXIII Fig. 25; Taf. XXVI Fig. 21, 22; Taf. XXVII Fig. 18a). Die Porenkanäle des Wirbels erscheinen an denjenigen Wandstellen am längsten, die sich am meisten aus der Ebene des Gesichtsfeldes herauskrümmen[2]). Von diesem Verhalten durchstichartiger Poren existieren aber in jeder Beziehung Ausnahmen.

»Trichterförmige« Poren entstehen durch allmähliche oder auch plötzliche Erweiterung des Porenkanallumens nach der äußeren Porenmündung hin. Sehr viele Porenkanäle zeigen

[1]) Winter **07** p. 22.

[2]) Hierdurch wird es oft möglich, die Krümmungsverhältnisse der Schalenwand auch in der vom Mikroskop gelieferten Horizontalprojektion an der scheinbar verschiedenen Länge der Porenkanäle zu erkennen; die Krümmung biegt sich um so steiler aus der Horizontalebene des Gesichtsfeldes heraus, je länger die Poren im Vergleich zu den Nachbarporen erscheinen.

eine derartige Durchmesserzunahme nach der Außenfläche hin, sie ist aber meistens nur gering und unauffällig, kann jedoch an stärker aus der Gesichtsfeldebene abgekrümmten Wandstellen deutlich dadurch erkannt werden, daß die Konturen des Porenkanals eine winklige Stellung zueinander zeigen (Taf. XVI Fig. 8, 14; Taf. XXVII Fig. 14 am Rande, blau gefärbt; Taf. XXV Fig. 13) usw. Die Erweiterungen können aber auch plötzlicher eintreten, und nehmen dabei meist nach außen hin die Form eines halbkugligen Hohlnapfes an; ein derartiges Verhalten findet sich allerdings wenig entwickelt bei manchen Spirillinen (Taf. VI Fig. 4, 7a; Taf. VII Fig. 4, *P*) und Mimosinen (Taf. XVIII Fig. 4c, *u. P.*); es steigert sich aber zu äußerst typischem Gepräge bei vielen Globigerinen, deren Porengestalt man als »halbkugeltrichterartig« bezeichnen kann. Die halbkugligen Trichter rücken hier mit ihren Rändern so dicht aneinander, daß sich die Ränder zu einem mehr oder weniger regelmäßigen hexagonalen netzförmigen Kantenwerk zusammenlegen, das meist an den Knotenpünktchen Zacken und auf diesen eventuell noch lange Borstenstacheln trägt (Taf. XXX Fig. 21; Taf. XXXI Fig. 5, 6, 11—15; Taf. XXXII Fig. 6, 7, 9—18).

Auch das Gegenteil kommt vor, es existieren nämlich (allerdings nicht häufig) auch solche Porenkanäle, die nach ihrem äußeren Mündungsende hin eine meist ziemlich abrupt eintretende Verengerung zeigen, sie erhalten dadurch eine mehr oder weniger ausgeprägte langgestreckte oder kürzere Birnform. Derartige »birnförmige Porenkanäle« finden sich in langgestreckter wenig auffälliger Gestalt zuweilen bei *Globigerina pachyderma* (Taf. XXX Fig. 15); bei *Globigerina pyriporosa* nov. (Taf. XXXI Fig. 1—4) ist ihr Vorkommen so konstant und typisch, daß sie ein gutes Erkennungszeichen für diese Spezies liefern; gedrungener, noch birnförmiger möchte man sagen, treten sie bei *Sphaeroidina dehiscens* (Taf. XXXVIII Fig. 13—15) und, durch eine abermalige Verengerung nach außen hin modifiziert, bei der Taf. XXXVIII Fig. 17b durch ein Schalenstück vertretenen *Globigerina* sp. auf[1]).

Auch der geradlinige Verlauf, der meistens für die Porenkanäle obligatorisch ist, erleidet zuweilen Abweichungen, so sieht man z. B. einzelne der Porenkanäle in der Embryonalkammer der *Peneroplis* zuweilen schlangenförmig, wenn auch nicht sehr auffällig hin- und hergebogen (Taf. XII Fig. 9); auch zeigen gar nicht selten die Poren, die sich in der Nähe der Mündungen bei den *Nodosaridae* finden, einen mehr oder weniger gebogenen oder sonst von der Geraden abweichenden Verlauf (Taf. XXII Fig. 4, I, III; Taf. XXIII Fig. 1, 16) u. dgl. m.; dadurch wird natürlich entgegen der sonst geltenden Regel, die Länge der Porenkanäle größer als der Durchmesser der Schalenwand.

Meistens halten sich die D u r c h m e s s e r d e r P o r e n ein und derselben Spezies im ganzen Schalenverlauf in einer durch Übergänge zusammengehaltenen Größenordnung, wobei die Grenzen dieser Größenordnung in der Regel so liegen, daß die engsten Poren vorzugsweise in den älteren, kleineren Kammern, die weitesten aber vor allen Dingen, nicht jedoch aus-

[1]) Da die distale Verengerung des Porenkanals offensichtlich erst von der exogenen sekundären Schalensubstanz bewirkt werden kann, wird man an der Endkammer, die noch nicht mit sekundärer Schalensubstanz voll überdeckt zu sein braucht, die Verengerung der Poren zuweilen noch nicht finden; die früheren Kammern sind darum für den Entscheid, ob eine Spezies birnförmige Poren besitzt, maßgebender als die Endkammern.

nahmslos, in den jüngeren größeren Kammern zu finden sind, so daß im allgemeinen die Porenweite mit der Ordnungszahl der Kammer sehr allmählich, oft unmerklich graduell, zunimmt (z. B. Taf. IX Fig. 5; Taf. XVI Fig. 7, 8, 12, 18; Taf. XVII Fig. 4, 5, 16; Taf. XXVI Fig. 6a und 8a; Taf. XXXI Fig. 6, 7, 17; Taf. XXXII Fig. 12); weit seltner wird die Größenordnung in umgekehrter Folge durchlaufen, so z. B. bei dem Fig. 23 Taf. XXVIII abgebildeten Exemplar von *Cymbalopora squamosa (= poeyi)* oder bei *Pullenia obliquiloculata* (Taf. XXXVIII Fig. 4, 6, 7), bei welchen die Poren in den kleinkammerigen Erstlingsteilen der Schalen größer sind als in dem größerkammerigen Wachstumsteil.

Wie eine Durchsicht der Tafeln[1]) zeigt, sind die Poren bei verschiedenen Spezies von sehr ungleicher Größe. Poren, deren Durchmesser weniger als 1 μ beträgt und die bis zu unmeßbarer Feinheit herabsinken können, bezeichnet man zweckmäßig als »Feinporen«. Solche Feinporen sind bei den Nodosariden weit verbreitet, finden sich aber auch bei einigen Globigerinen in der Embryonalkammer von *Peneroplis* und neben, gröberen Poren bei manchen Diskorbinen und wohl auch sonst noch an zerstreuten Stellen des Systems. Manchmal ist es nicht ganz leicht, solche Feinporen von Radiärstreifungen innerhalb der Schalenwand zu unterscheiden, die durch die radiäre Lagerung des Kalzites (cf. p. 100) verursacht sein können. Ein Eintrocknen der Schalen vermag zuweilen die Entscheidung zu sichern, nämlich wenn dabei Luft in die Feinporen eintritt, was aber nicht immer geschieht[2]).

Eine Porenweite von 2 bis 3 μ dürfte wohl das gewöhnlichste Verhalten darstellen; Poren von über 5 μ gehören schon zu den auffälligen Erscheinungen, doch sind gelegentlich solche von 17 μ *(Orbulina)* gemessen worden. Eine dem System entsprechende Rubrizierung verschiedener Porengrößen läßt sich kaum durchführen, wenn schon bei einzelnen Genera Poren von gewissen, nicht sehr weit auseinanderliegenden Durchmessergrenzen bevorzugt werden; so besitzt das Genus *Rotalia* z. B. fast durchaus engere Poren als das Genus *Truncatulina* oder *Discorbina* u. dgl. m.

Im allgemeinen wird es sich angesichts reichlicher Schwankungen und großer Übergänglichkeit empfehlen, von den Nodosariden abgesehen, die Porenweite bei der Diagnose von Gruppen und Spezies nicht zu sehr in den Vordergrund treten zu lassen.

Nur bei verhältnismäßig sehr wenigen Formen finden sich Poren von zwei scharf geschiedenen Größenordnungen, so daß man in solchen Fällen von »Großporen« und »Kleinporen« oder, wenn die Kleinporen besonders eng sind, von »Grobporen« und »Feinporen« reden kann; am bekanntesten ist diese »Verschiedenporigkeit« für gewisse Orbulinen, bei denen sich aber auch gleichporige Vertreter als Übergänge finden, und bei der Schwimmkammer von *Cymbalopora bulloides,* so daß man diese Eigentümlichkeit als an pelagische Lebensweise geknüpft

[1]) Dabei müssen allerdings die verschiedenen Vergrößerungen, die sich in den Tafelerklärungen angegeben finden, mit in Rücksicht gezogen werden.

[2]) Auch eine Durchtränkung der Schalen mit alkoholischer Fuchsinlösung und darauffolgendes Niederschlagen des Fuchsins mit Wasser vermag bei dem Porennachweis gute Dienste zu leisten. Das Fuchsin schlägt sich dabei meist auch in den Porenkanälen nieder. (Moebius **80**; Rhumbler **94**b).

vermuten könnte; die Fig. 4 Taf. XVIII abgebildete *Mimosina*, sowie die Taf. XXVIII Fig. 15 dargestellte *Discorbina* zeigen aber, daß Grob- und Feinporen auch bei benthonischen Formen vorkommen können[1]).

Die Form der äußeren Mündung und des Querschnittes der Porenkanäle pflegt zwar im ganzen eine kreisrunde zu sein; mehr oder weniger merkliche Verziehungen dieser Kreisform sind aber durchaus häufig und stellen sich im allgemeinen um so öfter und auffälliger ein, je größer die Poren sind (Taf. VI Fig. 5; Taf. VII Fig. 1; Taf. XV Fig. 18; Taf. XXVIII Fig. 30, 32; Taf. XXXV Fig. 4). Einzelne Großporen der *Orbulina*-Hüllkammer zeigen zuweilen eine Sanduhrform, so daß sie aus ursprünglich zwei Poren zusammengeschmolzen oder aus Teilung einer ursprünglich größeren entstanden zu sein scheinen (Taf. XXXV Fig. 6, *Dp.*).

Während im allgemeinen die äußere Mündung des Porenkanals im Niveau der Außenfläche der Schalenwand zu liegen pflegt, werden größere Poren ausnahmsweise auch zu kurzen Röhren über die äußere Wandfläche emporgehoben, z. B. bei einzelnen Textuliniden, Planorbulinen und bei *Craterularia* nov. (Taf. XXV Fig. 10a—d). Derartige zu kurzen Röhren verlängerte Poren können einen erheblichen Durchmesser erreichen ohne darum zu »Poralmündungen« (cf. p. 64) zu werden; ohne also entsprechend der Definition der Poralmündungen bei der Kammerbildung als Ausflußöffnungen für die kammerbauende Sarkode dienen zu können, solange noch eine Mündung vorhanden ist, die im Niveau der Außenwandfläche selbst (Taf. XXV Fig. 10b) und vielleicht außerdem sogar noch in einer Hohlkehle gelegen ist, denn die Ränder der Porenröhren stellen sich der kammerbauenden Sarkode als Absturzflächen entgegen, die nach Satz 4 (p. 62 und 69) nicht überflossen werden können, solange Aufstieg- oder ebene Flächen als Flußflächen für den Kammerbau zur Verfügung stehen.

Daß viele perforate Schalen ein weniger dichtes oder gar nicht perforiertes Primordialende besitzen, fand früher schon Erwähnung (cf. p. 39), ebenso daß diejenigen Wandflächen, welche dem späteren Ansatz von Neukammern dienen sollen, d. h. die prospektiven Flußflächen, sich nicht selten durch Rarifizierung oder gänzlichen Mangel von Poren auszeichnen (cf. p. 65 und die dort in der Fußnote gegebenen Beispiele).

In der Regel werden die Porenkanäle in ihrem ganzen Verlaufe von einer Pseudochitintapete ausgekleidet, die nach vorsichtiger Entkalkung häufig in Form mehr oder weniger dünnhäutiger Röhrchen innerhalb der organischen Wandreste erhalten bleibt. Diese Röhrchen (Textfig. XXXIII p. 118 und Taf. XXXVIII Fig. 10, 12) verbinden die innere Pseudochitintapete des Schalenhohlraumes mit dem äußeren Schalenhäutchen und zeigen oft Verdünnungen

[1]) Als Anhalt für die Größendifferenzen dienen folgende Messungen an beliebig aufgegriffenen Exemplaren:

	Größe der Schalen	Großporen	Kleinporen
5 Stück *Orbulinen* spec. div.	0,32—0,72 mm	9—14,1 μ	2—5,6 μ
Cymbalopora bulloides.	0,4 mm	6—12 μ	1,9—2,1 μ

	Größe der Schale	Grobporen	Feinporen
Mimosina squalodon nov. (Taf. XVIII Fig. 4)	0,26 mm	3—3,4 μ	ca. 0,4—0,5 μ
Discorbina turbo (Taf. XXVIII Fig. 15)	0,25 mm	4,5—7,5 μ	ca. 0,3—0,4 μ

und Verdickungen, die den Schichten der exogenen Schalensubstanz entsprechen; diese Umstände deuten gemeinsam darauf hin, daß auch sie als Niederschlagsmembranen aufzufassen sind, welche das ursprüngliche Kalkkolloid der exogenen Schalenmasse gegen das Pseudopodienprotoplasma hin abgeschieden hat. Bei *Globigerina pyriporosa* nov., *Pullenia obliquiloculata* und *Sphaeroidina dehiscens* sieht man die Porenkanaltapeten oft schon an der intakten Schale, da sie bei diesen Formen zuweilen bräunlich gefärbt sein können. In anderen Fällen ist dagegen der Nachweis dieser Röhrentapeten auch in den entkalkten Schalen nur schwer zu erbringen; bei den allerdings nur partiell entkalkten Schnitten durch *Pulvinulina menardii* (Taf. XXVII Fig. 13, 14) geben sich die an den Rändern des Schnittes gelegenen Porenwandungen nur durch ihre intensive Hämatoxylinfärbung zu erkennen; und es sind Fälle denkbar, daß eine häutige Ausbildung der Porenwand ganz fehlt, nämlich dann, wenn etwa beim Aufsetzen der exogenen Schalensubstanz der Kalzit direkt in fester Form niedergeschlagen werden sollte, was zwar nicht sehr wahrscheinlich aber in Sonderfällen immerhin nicht unmöglich erscheint.

Über die Entstehung der Perforation in der Schalenwand während des Kammerbaues oder später liegen leider noch gar keine Beobachtungen vor; so daß es sich nicht lohnt, weitgehendere Mutmaßungen über die Mechanik der Entstehung der Poren anzustellen; wahrscheinlich werden sie durch ein Durchtreten von entsprechend gelagerten Pseudopodien durch die erst gebildete, noch gelatinös weiche primäre Schalenwand veranlaßt[1]), die dann auch die exogene Schalensubstanz liefern mögen. Hiermit ließe sich wenigstens das von Carpenter für *Operculina* und später von Kölliker auch für *Heterostegina, Cycloclypeus* und *Rotalia* angegebene Verhalten leicht in Einklang bringen, daß die Porenkanäle in der Achse von aneinanderstoßenden sechseckigen Kalkprismen liegen, die eine zarte areoläre Zeichnung um die Porenöffnung auf der äußeren Oberfläche erzeugen; die Prismenflächen mögen die Grenzflächen des Verkalkungsgebietes vorstellen, das jeweils zu dem Plasma des in der Achse liegenden Porenkanals gehört. Die Endkammern der auf Taf. XXXI Fig. 11, 12 und 14 abgebildeten Globigerinenschalen zeigen auf alle Fälle, daß die Poren schon sehr früh gebildet werden, ehe noch die primäre Kammerwand sich durch exogene Auflagerungen verstärkt und ihre Dekorationen aufgestellt hat.

[1]) Immerhin möchte ich hier die verblüffende Tatsache nicht unerwähnt lassen, daß die oben p. 51 erwähnten Quecksilberexkreszenzen zuweilen innerhalb ihrer roten bis gelbroten Kristalldecke einzelne, schmale, schwarze Kriställchen in sehr regelmäßiger Verteilung zur Ausbildung bringen; trocknet man die Exkreszenzen an der Luft, so entstehen an Stelle der schwarzen Kriställchen sonderbarerweise echte Poren. Man erhält somit das Modell eines perforierten Foraminiferengehäuses. Die schwarzen Kriställchen stellen offenbar eine besondere Stufe der sehr zahlreichen chemischen Verbindungen von Quecksilber und Chromsäure dar, die an der Luft sehr rasch sublimiert und darum den Porenkanal hinter sich freilassend aus der Wand verschwindet, so zu sagen verdampft. Natürlich handelt es sich hierbei um eine Zufallsähnlichkeit; immerhin aber bleibt die Tatsache interessant, daß eine räumliche Gruppierung von zweierlei Substanzen bei einem chemischen Kristallisationsprozeß eintreten kann. Es erscheint hiernach nicht ausgeschlossen, daß sich wenigstens die Kalkwand ihre Perforation während der Kalzitausfällung durch eine entsprechende Substanzgruppierung selbst schafft. Wahrscheinlich ist aber ein derartiger Vorgang deshalb nicht, weil auch Sandschalen Poren in ihrer Wand bilden können.

Das Oberflächenrelief der Schalen.

A. Oberflächenrelief arenoser Schalen.

Das Aussehen der äußeren Schalenoberfläche wird bei Fremdkörperschalen, durch die Art und Färbung der Fremdkörper selbst und zweitens durch die Färbung, Beschaffenheit und das Mengenverhältnis der Kittmasse in der z. T. schon früher p. 88—95 angegebenen Weise bestimmt. Wo mit verschiedenen Fundorten sich die Art der zur Verfügung stehenden Fremdkörpermaterialien ändert, kann sich das äußere Aussehen der Schalenoberfläche im Sinne dieser Verschiedenheiten auch bei der gleichen Spezies stark verändern (vgl. z. B. Taf. II Fig. 10 aus dem Globigerinenschlamm mit Taf. II Fig. 8). Ein Überhandnehmen der Kittmasse den Fremdkörpern gegenüber glättet die Schalenwand ab, läßt also die durch die mannigfachen Formen vorstehender Fremdkörper bedingte Rauhigkeit der Schale durch eine tiefere Einbettung der Fremdkörper in die Schalengrundsubstanz mehr und mehr verschwinden. Die auf der äußeren Schalenfläche frei zutage tretenden Kittmassenteile können unter sehr verschiedenen Nüanzierungen ihrer gelblichen (Taf. I Fig. 1. 10; Taf. II Fig. 12; Taf. IV Fig. 5 usw.), gelbbraunen (Taf. I Fig. 8; Taf. IV Fig. 1, 6, 8), braunen (Taf. IV Fig. 7; Taf. XV Fig. 11) oder rotbraunen (Taf. XV Fig. 21; Taf. XXIV Fig. 20a) Färbung in der Gestalt kleiner Perlchen zwischen den Fugen der Fremdkörper hervorschwitzen (Taf. II Fig. 11); oder sich zu Strängen vereinigen, welche wie ein Netzwerk die Fremdkörper umschließen (Taf. VIII Fig. 17; Taf. XIV Fig. 17 *KS*; Taf. XXIV Fig. 3), wobei die Färbung auf die Perlchen oder Netze beschränkt bleibt, oder sie können sich schließlich soweit über die Fremdkörper hin ergießen, daß sie ihre Färbung auch über die Fremdkörper ausdehnen. Dies geschieht jedoch meistens in der Weise, daß sich wenigstens noch eine mit ansteigender Größe der Fremdkörper zunehmende Aufhellung der Farbe über den Fremdkörpern wahrnehmen läßt (Taf. I Fig. 6, 8, 10a; Taf. IX Fig. 1, 2; Taf. XXIV Fig. 8, 20a, 21); bei starkem Vorwiegen der Kittmasse spielen dann die Fremdkörper bei der Farbengebung gar nicht mehr mit (Taf. IV Fig. 8), wohl aber kann eine eventuell vorhandene, gefärbte, durchscheinende innere Pseudochitintapete sich bei der Farbenabstimmung in vereinzelten Fällen beteiligen (Taf. I Fig. 4). Daß die primordialen Schalenteile fast immer intensiver gefärbt sind als die späteren Schalenteile und daß das Nüanzierungsgefälle nach der Endkammer hin sehr verschieden schroff sein kann, geht deutlich aus unseren Abbildungen hervor; so zeigen die Figuren 2 und 13 auf Taf. VIII fast kein oder doch nur ein sehr schwaches I n t e n s i t ä t s - g e f ä l l e d e r F ä r b u n g nach der Mündung hin, während der Färbungsabfall in den Figuren 7, 16, 17 auf derselben Tafel VIII relativ schroff erscheint; und Gleiches läßt sich auch aus

den übrigen Abbildungen arenoser Formen ohne weiteres ersehen (cf. auch: Brady **84** im Challenger-Rep. v. 9).

Die an der Oberfläche liegenden Kittmassenpartien sind entweder glasig durchscheinend bei durchfallendem Licht, anderen erstarrten Kolloiden, wie Leim u. dgl. ähnlich, oder sie sind mit punktuellen, sehr flachen einstichartigen Grübchen weiter oder enger (Taf. XVI Fig. 3; Taf. XXV Fig. 4a) oder auch sehr dicht übersät oder auch mit Miniaturhöckerchen überstreut (Taf. XVIII Fig. 17), wie das auch sonst häufig bei Oberflächen erstarrter, d. h. gelatinierter, kolloidaler, organismischer Produkte zur Beobachtung kommt[1], z. B. bei Chitinhüllen der Insekten u. dgl. m. Diese Miniaturplastik der Oberfläche der Kittmassenpartien kommt aber in vielen Fällen erst bei starken Vergrößerungen (etwa 1000fachen) zu deutlichem Ausdruck und sie kann bei ihrer Kleinheit, einerlei ob Grübchen oder Höckerchen vorliegen, sehr leicht zu einer Verwechslung mit Feinporen führen, so daß vor allem in den Übergangsgebieten der Trochamminiden, wo tatsächlich fein perforierte Formen neben porenlosen vorkommen, Vorsicht bei der Entscheidung not tut; nur wenn der oberflächliche Punkt sich als strichkanalartig die ganze Wand durchsetzend am peripheren Schalenrand wahrnehmen läßt, scheint seine Deutung als äußere Öffnung eines Feinporenkanälchens ausreichend gesichert (cf. *Trochammina perforata* nov. im systematischen Teil).

Eine Dekorationsplastik der Oberfläche, wie sie bei kalkschaligen Formen in gleich zu nennender Weise, als Rippen, Stachelbildungen u. dgl. durchaus häufig ist, fehlt den sandschaligen Formen fast durchaus, offenbar ein weiteres Argument für den primitiveren Zustand, den die Sandschaligkeit der Kalkschaligkeit gegenüber auch in anderen Beziehungen (cf. p. 15, 21, 38, 123) einnimmt. Wenn bei Sandschalern Stacheln zur Abwehr oder als Ausbreitungsgerüst für die Pseudopodien oder zu sonstigen Zwecken oder auch zwecklos die übrige Wandfläche überragen[2], da werden sie ausnahmslos nur von vorstehenden Schwammnadeln gebildet, nie aber in einer dem übrigen Wandgefüge entsprechender Weise aus einer Mehrzahl von Fremdkörperchen aufgebaut; obwohl ein solcher Aufbau a priori durchaus denkbar wäre, wie beispielsweise das Vorkommen derartiger aus einem Mauerwerk aufgebauter Stacheln bei lobosen Süßwassertestaceen (*Echinopyxis, Difflugia acuminata* usw. usw.) deutlich zeigt und außerdem auch dadurch für arenose Foraminiferen selbst belegt wird, daß die Mündungen gelegentlich auf zitzen- bis fast stachelförmigen, aber verhältnismäßig kurzen Wandvorsprüngen (verschiedene *Thyrammina*-Spezies) liegen können. Bei dieser Einfügung von Schwammnadeln modelliert also das Plasma die vorstehenden Stacheln in keiner Weise selber, wie das sonst bei Dekorationen geschieht. Nur bei *Thyrammina favosa* Flint wird ein wirkliches, vom Weichkörper modelliertes Dekorationsrelief in Gestalt eines sechseckigen Netzwerks dünn aufsteigender Rippen, mit kurzen röhrenförmigen Mündungen an den Knotenpunkten angetroffen (Flint **97** p. 278 t. 21 f. 2).

[1]) Wie sich die Oberflächenplastik erstarrter anorganismischer Kolloidsysteme verhält, ist leider noch ganz unbekannt; vermutlich sind hier ganz ähnliche Strukturen, also glasige Glattheit oder minutiöse Körnelung oder punktuelle Grübchenbildungen zu gewärtigen.

[2]) Vgl. z. B. die Abbildungen Taf. I Fig. 6, 7; Taf. II Fig. 11, 19—21; Taf. VIII Fig. 20 oder bei Rhumbler **03** p. 231 f. 61; p. 241 f. 77; p. 246 f. 78a, f. 80b, f. 86; p. 259 f. 97, 101; p. 267 f. 111—114.

B. Oberflächenrelief kalkiger Schalen.

1. Musterungen der Schalenoberfläche.

Eine primitive Kleinornamentik, welche sämtliche Wandteile der Schale wie ein bestimmtes Muster überzieht, ohne daß sich dieses Muster in irgend welcher Weise nach der Kammerform einstellt oder umrichtet, kommt schon unter den Saccamminiden bei der exzeptionell kalkigen *Orbulinaria fallax* vor, bei welcher die zweifellos selbstabgeschiedene, nicht aus kalkigen Fremdkörpern zusammengebaute, Schalenwand in manchen Fällen noch ganz den Eindruck einer Fremdkörperwand machen kann, indem sich der Kalk in Form unregelmäßiger kleiner Inseln (Taf. II Fig. 4, 5) zusammenhäuft, die durch netzartige seichte Furchen getrennt sind. Die etwas erhöhten Inseln sehen wie kleine Fremdkörper aus, die von dem Furchennetzwerk wie von einem Kittmassennetz umrahmt werden. Eine ähnliche »pseudolithische Konfiguration« selbstabgeschiedener Kalkmasse findet sich zuweilen neben wirklichen Fremdkörpern — so bei der Taf. IX Fig. 1 und 2 abgebildeten *Aschemonella (?) calcarea* nov. —, auch noch bei einigen höheren Formen, bei welchen in den Furchen zwischen den Kalkinseln gleichzeitig echte Poren untergebracht sind (Taf. XVIII Fig. 9, 10, 12). Hier lassen sich dann ohne Zwang diejenigen Schalenwandausbildungen perforierter Schalen anreihen, die nunmehr ohne ein besonders erhöhtes Inselrelief zu zeigen, bei mehr oder weniger glatter Wandung also, doch wenigstens ihre Poren in Netzwerken aufstellen, die immer noch »inselartige« porenlose Wandoberflächenteile abfeldern. Ein derartiges Verhalten zeigt sich z. B. bei manchen Exemplaren von *Bolivina difformis* (Will.) (Taf. XVI Fig. 21), bei einigen Virgulinen (Taf. XVII Fig. 15—17), manchmal noch sehr deutlich auch bei gewissen Nonioninen (Taf. XXXIX Fig. 2, 3, 5) und ausnahmsweise auch noch bei Polystomellen (Taf. XXXIX Fig. 13) in Gebieten des Systems, die sandschalige Formen in mehr oder weniger dichter Nähe haben. Man hat den Eindruck als ob in dieser Anordnung der Poren ein letztes Abklingen an vormalige Fremdkörpereinlagerungen vorläge; die Poren haben die Lagerung beibehalten, die ihnen auf den arenosen Ahnenstufen zwischen den Fremdkörpern allein zu Gebote stand; jedenfalls kommen ähnliche Wandbildungen bei höheren kalkschaligen Formen nicht wieder vor, weder bei den Nodosariden, noch von *Polystomella* an aufwärts bei anderen Rotaliariden.

Auf höheren Ausbildungsstufen der Kalkwände zeigen die Poren eine derartige Netzwerkaufstellung nicht mehr, sie erscheinen vielmehr meist recht gleichmäßig über die perforierten Schalenstellen verteilt[1]), meist so, daß sie annähernd bis ausgesprochen alternierend zueinander, also in mehr oder weniger deutlicher Quincunxstellung angeordnet sind. Durch diese Aufstellungsweise wird die Widerstandskraft der Wand am wenigsten durch die Poren beeinträchtigt; dadurch, daß die Poren einer jeden Reihe auf den Interstitien der beiden anschließenden Nebenreihen stehen, haben sie nämlich die feste Kalkwand dieser Interstitien immer als stützende Brücken zwischen sich, wie man sich auch die Reihen gezogen denken mag. Lochbleche mit Quincunxstellung der Löcher sind widerstandsfähiger als gleichdicke mit quadratischer Löcheranordnung. Diese Quincunxstellung tritt bei großporigen Globigerinen mit ihren auffälligen Halbkugeltrichtern besonders deutlich zutage (Taf. XXXI Fig. 5, 6; Taf. XXXII Fig. 9, 13), ist aber auch sonst Regel (Taf. XVII Fig. 3; Taf. XXVIII Fig. 7, 12, 23, 26 u. a.).

Auch eine weitere, offenbar ebenfalls relativ primitive, Oberflächenreliefbildung, die ich als »mäandrisch schuppig« bezeichnen möchte, läßt sich schon bei manchen Exemplaren derselben

[1]) Cf. Taf. VI Fig. 6; Taf. IX Fig. 3, 6; Taf. XVI Fig. 6, 7, 14, 18, 19; Taf. XVII Fig. 6, 20, 21 usw. usw.

Orbulinaria fallax (Taf. II Fig. 1—3) nachweisen; durch teilweises Zusammenfließen der Inseln verlieren die abgrenzenden Furchen ihren netzartigen Charakter, sie werden zu mäandrischen Furchensystemen, die sich je nach der zufälligen Lagerung der zusammengeschmolzenen Inseln in kurzen Windungen hin- und herbiegen; dabei können die Ränder der Kalksubstanz, die sie umzingeln, scharfrandig wie kurze Dächer oder Schuppenränder über die Furchen hinüberragen; die Mäanderzeichnung wird alsdann besonders scharf; sie findet sich in dieser oder ähnlicher Form beispielsweise bei der Taf. XVII Fig. 18 abgebildeten *Pleurostomella subnodosa* besonders deutlich; kaum weniger klar auch bei vielen Exemplaren von *Chilostomella ovoidea* (Taf. XVIII Fig. 14, 16) und wiederum gar nicht selten bei Nonioninen (Taf. XXXIX Fig. 4, 6, 7); deren enge Beziehungen zu Sandschalern im systematischen Teil noch eingehender zu erörtern sein werden. Ein besonderer Zweck läßt sich für diese primitiven Musterungsarten kaum ausmachen; sie erscheinen wie alte zwecklose Erbstücke.

Die vorhin genannte primitive Netzwerkaufstellung der Poren tritt bei den höheren Kalkschalern selbst dann nicht wieder auf, wenn der Kalk noch in einzelnen Beulchen oder Höckerchen, die immer noch eine Remineszenz an frühere Steinchen oder Pseudolithen aufkommen lassen, auf der Außenwandfläche hervorragt, wie das früher schon (p. 40) für die jugendliche *Globigerina triloba* (Taf. XXXII Fig. 8) angegeben wurde, bis zu einem gewissen Grade in Gestalt einer körnig korpuskulären Wandoberfläche, aber auch noch bei, noch nicht vollständig verstärkten, Wänden älterer Kammern von gewissen Globigerinen und bei *Orbulina*-Schalen (Taf. XXXV Fig. 10) angetroffen wird.

Als eine Musterung der Schalenoberfläche muß dann das oben (p. 133) bereits genannte Vorhandensein von feinen, porenähnlichen, aber am Innenende geschlossenen Grübchen bei manchen Milioliniden, z. B. bei *Peneroplis* (Taf. XII Fig. 10; Taf. XIII Fig. 11), bei *Archiacina verworni* nov. (Taf. XII Fig. 15; Taf. XIII Fig. 3), bei *Orbiculina* (Taf. XIII Fig. 7) und bei gewissen Orbitoliten genannt werden; auch die retikuläre Zeichnung, die sich auf der Wand der megalosphärischen Embryonalkammer von *Orbitolites duplex* findet (Taf. XIII Fig. 15—17; Taf. XIV Fig. 2) sowie die grübchenförmigen Dellen, die auf der Oberfläche mancher Exemplare von *Miliolina oblonga* (Taf. X Fig. 18) und wohl gelegentlich auch bei anderen Formen auftreten, sind zu der Kleinornamentik der Musterungen zu rechnen.

Diese Grübchen dürften wohl in einer Erleichterung der Sauerstoffaufnahme oder in Einfuhrerleichterung für andre diffusionell aufzunehmende Stoffe (durch die Schalenwand hindurch) eine hinreichende Begründung ihrer Existenz finden.

2. Die Schalendekorationen[1]).

In den weitaus meisten Fällen zeigen die Kalkschalen höherer Typen keine Kleinornamentik, also keine von der Kammerform unabhängige Musterung mehr, sondern ihre Oberfläche ist entweder glatt oder mit Skulpturbildungen höheren Stils ausgerüstet, die man als S c h a l e n d e k o r a t i o n e n zu bezeichnen pflegt. Diese Dekorationen unterscheiden sich von

[1]) Vgl. hierzu Bütschli (**80** p. 23, 27, 28) und oben p. 21, 35, 38, 117, 134.

den vorher besprochenen Wandmusterungen dadurch, daß sie, an bestimmten Stellen der Schalenwand lokalisiert, sich in bestimmter Weise nach der Kammerform richten und daß sie meistens erheblich auffälliger und stärker entwickelt sind als die Musterungen.

Man kann je nach der Bedeutung, welche die Dekorationen für den Schalenträger besitzen, drei verschiedene, allerdings nicht scharf geschiedene, Dekorationsarten unterscheiden, die im nachstehenden als erstens: Festigungsdekorationen, zweitens: Abwehrdekorationen und drittens als Schwebedekorationen behandelt werden sollen.

a) Festigungsdekorationen imperforater Kalkschaler.

Unter den imperforaten, kalkschaligen *Miliolinidae* bietet das netzförmig areoläre Oberflächenrelief der *Miliolina reticulata* (Taf. XI Fig. 15) den Anschluß an die im vorigen Abschnitt zuletzt genannten grübchenförmigen Musterungen (Taf. X Fig. 18); die Grübchen haben sich hier aber bis zu gegenseitiger Retikulation vergrößert, und zeigen außerdem eine Beeinflussung durch die Kammergestalt dadurch an, daß sie sich in der Längsrichtung der Kammer (namentlich in der Mündungsgegend) in die Länge recken und am Rande gar zu tieferen Längsfurchen mit dazwischenstehenden Längskanten zusammenfließen. Es ist hiermit die Längsrippung eingeleitet, die sich in großer Mannigfaltigkeit, bald nur als einfache Längskiele (Textfig. XXXI p. 114; Taf. XI Fig. 14), bald als zahlreiche niedrige Streifen (Taf. XI Fig. 16, 17) entwickelt, bei sehr vielen Milioliniden findet (Taf. X Fig. 7, 9, 13, 14; Taf. XI Fig. 16, 17, 20—23; Taf. XII Fig. 1) und beispielsweise auch bei manchen Varianten des *Peneroplis* (Taf. XII Fig. 6—9, 13) vorkommt, während andere Varianten desselben dieser Längsrippung entbehren. Zu den von *Peneroplis* ableitbaren Orbitoliten wird jedoch diese Ornamentik erhabener Streifen und dazwischenliegender Furchen nicht mit hinübergenommen.

Im Gegensatz zu dieser häufigen Längsrippung findet sich eine Querrippung nur äußerst selten unter den *Miliolinidae*. Von unseren Figuren zeigt nur Fig. 10 Taf. X eine Andeutung zu dieser Querrippung, die bei auffallendem Licht deutlicher hervorgetreten wäre und die bei manchen Exemplaren der *Massilina crenata*, der *Miliolina parkeri* Brady und weniger andrer Formen recht kräftig und auffällig entwickelt sein kann. Man kann diese Querrippung von dem netzförmig areolären Typus dadurch ableiten, daß man eine Verschmelzung der aneinanderstoßenden gegeneinander abgeplatteten Grübchen in der Querrichtung (statt in der Längsrichtung wie bei der Längsrippung) annimmt.

Es läßt sich ohne weiteres einsehen, daß die weitverbreitete Längsrippung die Schalen in weit höherem Grade gegen Zerbrechungsgefahren festigt als die viel seltnere Querrippung. Angesichts ihres meist langgestreckten Kammertypus wird die Miolinidenschale am leichtesten einem Querbruch ausgesetzt sein, bei dem die Hebelarme für die brechenden Kräfte am längsten und darum am erfolgreichsten ausfallen können. Ein solcher Querbruch hat aber gegebenenfalls bei der Längsrippung die Widerstandskraft aller Rippen zu überwinden, während er bei einer Querrippung in einer Furche entlanglaufen und dadurch die Ausfestigung der Schale durch Rippen ganz illusorisch machen kann.

Die Entstehung der genannten Miliolinidendekorationen ist sehr wahrscheinlich in den weitaus meisten Fällen von derjenigen perforater Kalkschaler prinzipiell verschieden; sie werden voraussichtlich schon bei der ersten Kammeranlage als entsprechende Vorragungen und Einsenkungen des äußeren Schalenhäutchens und der dieses zur Ausbildung bringenden kammerbauenden Sarkode (p. 113, 114, 118) angelegt und später, da den Milioliniden die Möglichkeit einer sekundären exogenen Schalensubstanzabscheidung meistens ganz zu fehlen scheint (p. 116), nicht weiter vergrößert und verändert. Um eine Vorstellung derartiger Vorgänge zu gewinnen, braucht man sich nur an Stelle des Randkiels in Textfig. XXXI (p. 114) noch weitere derartige Kiele oder Netze auf den Seitenflächen der Wand eingetragen zu denken. Man wird hierbei ohne weiteres erkennen, daß diese Eintragung keinerlei Behelligungen für die Randwinkel des Kammeransatzes bei *b* oder für diejenigen der primär flüssigen Schalenwandsubstanz *a* zur Folge haben kann; so daß die durch entsprechende Anomogenitäten der kammerbauenden Sarkode (p. 50) zu erklärenden Skulpturen keinerlei Einfluß auf die Kammerform selbst ausüben und Dekorationen sogar zuweilen bei der gleichen Spezies und gleicher Kammerform, z. B. beim erwähnten *Peneroplis* bald vorkommen, bald fehlen können.

Immerhin mögen neben den primären Dekorationen, die schon bei der ersten Kammeranlage zur Ausbildung kommen, auch sekundär von Außen aufgetragene Dekorationen in vereinzelten Fällen vorkommen; da eine exogene Kalkabscheidung, wenigstens in Mündungsnähe, auch hier gelegentlich angenommen werden muß (p. 116)[1]. Sicheres läßt sich zurzeit hierüber aber nicht ausmachen.

b) Festigungsdekorationen perforater Kalkschaler.

Bei den perforaten Kalkschalen finden sich im Gegensatz zu den imperforaten Formen primäre, beim Kammeraufbau bereits angelegte Schalendekorationen nur äußerst selten. Als solche können nämlich nur diejenigen Erhebungen, Fortsatzbildungen usw. mit genügender Sicherheit angesprochen werden, in welche der Kammerhohlraum mit hineintritt, so daß Ornament und Kammerwand in einem Gusse hergestellt erscheinen; als Beispiele mögen die zentral gerichteten zapfenartigen Wohnraumfortsätze der *Spirillina henseni* nov. (Taf. VI Fig. 11, 14) und die Stachelfortsätze an den seitlichen Rändern von *Anomalina polymorpha* (Taf. XXVI Fig. 6), ferner von *Bolivina beyrichi* (Taf. XVI Fig. 18) und *Bol. difformis* (Taf. XVI Fig. 21) genannt werden. Letztere zeigen aber durch die Solidifikation der äußersten Stachelenden (Taf. XVI Fig. 21 am mittleren Schalenteil), daß an diesen primären Gebilden entweder durch Ablagerung exogener Schalensubstanz oder durch introgene Ausfüllung der Stachelhohlräume sekundär im Sinne einer nachträglichen Verfestigung weiter gearbeitet worden ist. Ähnliche Verhältnisse sind mir auch von *Textularia folium* (Parker et Jones) bekannt.

Von derartigen seltenen Ausnahmen abgesehen sind aber die Schalendekorationen perforierter Kalkschaler in den überwiegend meisten Fällen ganz zweifellos sekundärer Natur

[1]) Vgl. hierzu auch die analoge Sachlage bei Entstehung der Miliolidenzunge (p. 125), auf die auch die Dekoration übertreten kann (Taf. X Fig. 7; Taf. XI Fig. 15; auch p. 124) und bei der Decklappenbildung von *Peneroplis* (Taf. XII Fig. 13 *DL*; auch p. 116).

(cf. p. 117.), d. h. sie werden als Bestandteile der sekundären exogenen Schalensubstanz erst nach dem eigentlichen Kammerbildungsprozeß, von der durch die Poren durchgetretenen Sarkode (dem Chitosark Wallichs[1]) abgeschieden, wie deutlich daraus hervorgeht, daß eben erst angelegte Neukammern noch keine Dekorationen tragen (Taf. XXX Fig. 18; Taf. XXXI Fig. 12, 14; Taf. XXXII Fig. 2), während sie solche mehr und mehr erhalten, je älter und dicker ihre Wandung in der Folge wird (Taf. XXX Fig. 15b, 21).

Der schon früher (p. 21, 38) hervorgehobenen Hauptfunktion als Wandfestigungsmittel entsprechend sind die Dekorationen nahezu ausnahmslos aus solider, fester imperforierter Kalkmasse hergestellt, nur ganz selten treten sie als bloße Erhebungen und Vertiefungen der sonst unveränderten Schalenwand auf und behalten dabei auch den Perforationscharakter der übrigen Schalenwand bei, wie z. B. das am oberen Rande der Tafel XXI Fig. 34 abgebildete Exemplar der *Lagena sulcata* mit seiner Längsrippung zeigt und in dieser Beziehung auch unter seinen Art- und Gattungsgenossen isoliert dasteht.

Die Form der Dekorationen ist in den verschiedenen Fällen recht verschieden. Längsrippung ist auch hier, wie bei den imperforaten Schalen am weitesten verbreitet, und findet sich auch hier vorzugsweise aus den früher (p. 142) genannten Gründen bei solchen Schalen, die durch besondere Längenstreckung (Taf. XVI Fig. 7; Taf. XVII Fig. 3; Taf. XVIII Fig. 4; Taf. XX Fig. 11, 33. 34 *KSt;* Taf. XXIII Fig. 7, 25. 29, 30) ohne die Längsrippung einer Querbruchgefahr in erhöhtem Grade ausgesetzt wären.

Nur einzelne Lagenen scheinen in dieser Beziehung eine Ausnahme zu bilden, indem sie bei gedrungener fast kugliger oder zusammengedrückt ellipsoider Gestalt, also ohne besondere Längsstreckung, gleichwohl eine Längsrippung in irgendeiner Form auf ihrer Schalenoberfläche tragen (z. B. Taf. XXI Fig. 13, 34; Taf. XXII Fig. 36). Dieses ausnahmsweise Verhalten der betreffenden Lagenen ist recht beachtenswert, denn es läßt sich leicht auf Grund der später im systematischen Teil vertretenen phylogenetischen Abteilung der Lagenen von mehrkammerigen Nodosarien, die in einzelnen Kammern auseinander gefallen sind, begreifen, und bildet somit eine weitere Stütze für diese Anschauung. Die Längsstreifung ist nämlich wahrscheinlich von dem langgestreckten Nodosariazustand her übernommen und den losgetrennten (Taf. XXI Fig. 13, vermutliche Lostrennungsstelle bei *EM*) Lagenen dann verblieben. Sie konnte bleiben, denn sie stiftete ja auf alle Fälle als Festigungsmittel auch hier keinen Schaden, wenn auch ihr geringer Nutzen, den sie als solches Festigungsmittel für die gedrungenen Lagenen hat, kaum ausgereicht haben würde, sie primär bei diesen Formen zu züchten. Anders steht es bei den langgestreckten längsrippigen Lagenen, bei denen die Längsstreckung der Kammerform, zumal wenn lange Kammerhälse zu stützen waren (Taf. XXI Fig. 11, 16, 17, 22, 26, 27), allein schon ausreicht, das Festigungsbedürfnis (nach Längsrippung) zu erklären. Wenn sich Querrippen auf dem Halse langhalsiger Lagenen [als Stauwehre gegen den Sarkodezurückfluß beim Kammerbau cf. p. 69] finden, die an sich ungeeigneter erscheinen (cf. p. 142), den Hals vorm Durchbrechen zu bewahren, dann pflegt die Schalenwand an dem Halse besonders dick zu sein (Taf. XXI Fig. 21, 23).

Im ganzen betrachtet, zeigen die Lagenen das Dekorationsvermögen unter allen Foraminiferen am höchsten entwickelt[2]); sie führen mannigfache Modifikationen der Längsrippung und auch andrer Dekorationsweisen aus, deren spezielle Bedeutung noch recht wenig klar ist,

[1]) Cf. Bütschli **80** p. 127.

[2]) Das hoch entwickelte Dekorationsvermögen spricht von vornherein, gleichviel ob die Dekoration in Längsrippung oder in irgendwelcher andren Form ausgeführt ist, gegen die Ansicht der früheren Autoren, daß die Lagenen primäre monothalame Ausgangstypen für spätere polythalame Formen wären; vgl. hierüber das im systematischen Teil über die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Nodosarien und Lagenen Mitgeteilte.

sofern ihnen eine besondere Bedeutung überhaupt zukommt. Einzelne oder sämtliche Rippen können sich zu flügelähnlichen Lamellen erheben (Taf. XXI Fig. 24, 26, 26a, 27); derartige Lamellen erscheinen dann oft von röhrenartigen Kanälen quer durchsetzt, die erheblich weiter sind als die Feinporen der übrigen Schale (Taf. XXI Fig. 26, 27); zuweilen werden die Kanäle durch zellenartige nach Außen offene, gegen den Wohnraum selbst aber geschlossene Hohlräume vertreten (Taf. XXII Fig. 35). Die Längsrippen können eine mehr oder weniger ausgeprägte Spiraldrehung (Taf. XXI Fig. 26, 27, Taf. XXII Fig. 13) um die Schalenlängsachse zeigen, oder sie ordnen sich bei *Lagena spirocostata* nov. zu einer zusammenhängenden Spirallinie an (Taf. XXII Fig. 22). Lamellenartige Ausbildung der in ihrer Zahl reduzierten Rippen am peripheren Schalenrande führt zur Bildung flügelähnlicher Randkiele (Taf. XXI Fig. 30—33; Taf. XXII Fig. 16, 17), die in der Einzahl oder auch zu mehreren, im letzteren Falle parallel nebeneinander geschaltet, den Schalenrand schneidenartig umziehen. Verhältnismäßig häufig ist die Dreizahl für solche Kiele; der mittlere pflegt am weitesten vorzuragen (Taf. XXI Fig. 30—33). Zuweilen ist dann der mittlere Hauptkiel mit den kleineren lamellenartigen Nebenkielen durch radiär gerichtete zwischengestellte Wandsysteme verbunden, die wiederum zellenartige, aber hier mehr nieschenartige, nach Außen weit offenstehende, Räume am peripheren Schalenrande abfeldern (Taf. XXII Fig. 18—20). Hofartig von Lamellen umgrenzte, nach Außen geöffnete, Räume werden auch durch Zusammenbiegung und Vereinigung von Kiellamellen erzeugt; so zeigen die Figuren 30 und 31 Taf. XXII am hinteren Schalenpole von einer bandartigen, hochgestellten Lamelle umschlossene, in der Mitte zusammengeschnürte Nieschensysteme, die bei der Taf. XXII Fig. 15 abgebildeten Schale sogar durch Dazwischentreten einer hinteren Kiellamelle und einer hinteren akzessorischen Mündung in zwei Paar Doppelnieschen auseinandergetrennt erscheinen. Schließlich führt auch eine polygonale oder ausgesprochen hexagonale (Taf. XXII Fig. 23—25), seltner auch eine strahlige Rippung (Taf. XXII Fig. 16, 17) auf einfacherem Wege zur Ausbildung zahlreicher, aber weniger auffälliger, gleichfalls nach außen offenstehender Nieschen oder Grubensysteme[1]) u. dgl. m. Abseits der eventuellen Sonderzwecke der genannten vielseitigen Modifikationen bleibt aber nebenher auch bei den Lagenen der Charakter der aufgezählten Dekorationen als Festigungsmittel durchaus gewahrt (cf. p. 21, 38).

Bei den zu einer kompakteren Masse spiral aufgewundenen *Rotaliaridae* fehlt mit einer Ausreckung der Schale in die Länge auch eine Längsrippung wohl durchaus; nur Randkiele sind zur Stützung des peripheren Schalenrandes bei niedergedrückten oder zusammengedrückten Schalen häufiger entwickelt (Taf. XXVI Fig. 18, 24, 25; Taf. XXVII Fig. 2; Taf. XXXIX Fig. 16, 18); denn die Zerbrechungsgefahr ist vom Rande her für sie am größten. Die Festigungsmittel zeigen deshalb auch oftmals deutlich die Tendenz zu radiärer, d. h. gegen die Richtung der Gefahr gewendeter Aufstellung, einerlei ob dieselben aus Rippen (Taf. XXVIII Fig. 13, 14a), oder aus bloßen Knöpfchenreihen bestehen (Taf. XXVIII Fig. 11, 18b).

[1]) Vielleicht dienen derartige nach Außen geöffnete Räume als Unterkunftsstellen, so zu sagen als Repositorien für extrathalam vorgeflossenes Plasma, das sich infolge der in der Regel nur sehr engen Mündung und der Feinheit der Poren, die vielleicht überhaupt nicht als Sarkodepassage benutzt werden können (cf. p. 131), nicht für alle Fälle rasch genug ausbreiten oder in den Innenraum der Schale zurückziehen könnte. (Vgl. auch Dreyer **92.**)

Bei den stark in sich gerundeten Globigerinen, bei denen die Zerbrechungsgefahr von allen Seiten als ziemlich gleich anzusehen ist, wird entweder ein, solchen Anforderungen am besten entsprechendes, retikuläres Rippenwerk aufgestellt, das die Festigungslinien nach allen Seiten hin gleichmäßig verteilt (Taf. XXX Fig. 21; Taf. XXXI Fig. 5, 6, 11—15; Taf. XXXII Fig. 6, 7, 9—18) oder die gesamten Wandflächen werden (bei primitiveren Globigerinen) allerwärts mit Knöpfen bzw. Zacken überzogen (Taf. XXIX Fig. 6, 14—26; Taf. XXX Fig. 1, 2, 5a); Knöpfchendekorationen ähnlicher Art werden auch von anderen Genera, z. B. vielfach von dem Genus *Polystomella* zur Ausfestigung der Schalenwand benutzt, und finden sich bei manchen Formen mit eingesunkenem Nabel (Nonioninen, Rotalien usw.), besonders in der Nabelgegend und eventuell auch in den Septallinien zusammengehäuft (Taf. XXVIII Fig. 2, 3, 8). Nabel und Septalfurchen verursachen durch ihre Zusammenschnürung der Schalenform Stellen erhöhter Bruchgefahr; so wird denn auch beiden gelegentlich noch in andrer Weise eine besondere Ausfestigung zuteil. *Pulvinulina concentrica* zieht relativ breite mit Punktgrübchen dekorierte sekundäre Kalkbänder über Septalfurchen und Nabelgegend (Taf. XXVI Fig. 13—15); manche Globigerinen verstärken den durch beide gefährdeten Zusammenhalt der Kammern beim Größerwerden mit Klammerplatten oder Klammerkammern (Taf. XXIX Fig. 18—20, 22; Taf. XXXIV Fig. 1) u. dergl. m.

Die seither genannten Dekorationen bestanden lediglich aus Skulpturen, die der Außenwand bloß äußerlich aufsitzen; es gibt aber auch solche, die in Knopf, Band oder sonst welcher Form auf der Schalenoberfläche hervortretend, auch das Schaleninnere mit ihrer soliden Kalkmasse balkenartig durchsetzen, und dabei das ganze Schalengefüge ausfestigen. Derartige Dekorationen, die als Abkrönungen innerer solider Festigungssysteme auf der äußeren Oberfläche hervortreten, finden sich vorzugsweise bei solchen Formen, die aus einer großen Menge von kleineren Kammern zusammengesetzt sind, deren Schichten eben durch die inneren »soliden« und dadurch glasig erscheinende Skelettsysteme zusammengehalten werden; unser Material hatte entsprechende Vertreter nicht aufzuweisen, es muß daher auf die einschlägigen Abbildungen bei Carpenter, Parker und Jones (**62**) für *Calcarina* t. 14 f. 8e, für *Tinoporus* t. 15 f. 12, für *Operculina* t. 17 f. 12a, b, für *Cycloclypeus* t. 19 f. 3, 4aa, f. 5c, d, für *Orbitoides* t. 20 f. 2, 11—13e verwiesen werden.

c) Abwehrdekorationen.

Es ist klar, daß ein Schalenträger, der Angriffen von Feinden ausgesetzt ist, diesen nicht nur durch besondere Festigkeit seiner schützenden Schale begegnen kann, sondern vielleicht noch besser derartigen Angriffen Stand hält, wenn er Abwehrwaffen auf der Schale erzeugt. Diese der Schale aufsitzenden Waffen werden sich aber bei der verständlichen Passivität ihrer Wirkungsweise nur unter engen, besonderen Bedingungen, z. B. gegen Schnecken (cf. p. 24), in deren weichhäutige Sohlen sie einstechen mögen, als wirksam erweisen, und sind darum nur selten zu erwarten und tatsächlich recht wenig weit verbreitet.

Vielleicht dienen die früher (p. 139) erwähnten Schwammnadeln, die aus den Gehäusen mancher Saccamminiden und Rhabdamminiden oft wie ein dichtes Stachelgestrüpp, z. B. bei

Marsipella echinata Folin oder bei *Hyperammina ramosa* Brady (die Taf. II Fig. 19, 20 abgebildeten Stücke sind aber ausnahmsweise stachelarm) hervorragen, neben der Aufgabe, die ihnen wahrscheinlich als Ausbreitungsgerüst für die Pseudopodien zufällt, auch Abwehrzwecken (Taf. I Fig. 6; Taf. II Fig. 11; Taf. VIII Fig. 20). Bei dem Rhabdamminidengenus *Haliphysema* ist eine Umschanzung der Mündungen mit radiär auseinanderstarrenden Schwammnadeln ein typischer Genuscharakter. Von dem Schalenträger selbst aufgebaute Abwehrwaffen, die uns hier allein interessieren, fehlen aber den sandschaligen Formen durchweg.

Bei den kalkschaligen Formen hat sich ohne Frage die Abwehrdekoration aus einer ursprünglichen Festigkeitsdekoration entwickelt; Übergänge zwischen beiden sind deshalb zu gewärtigen und auch vorhanden (Taf. XVIII Fig. 4). Wird eine Festigungsdekoration größer und spitzt sie sich zu oder entwickelt sie schneidige Kanten, so kann sie in allmählich steigendem Grade der Abwehr dienen. Am deutlichsten tritt die letztgenannte Funktion dann hervor, wenn die Vergrößerung des betreffenden Ornamentes die Schalenfestigkeit selbst gar nicht mehr zu steigern vermag; wie dies z. B. bei den Taf. VI Fig. 1; Taf. VII Fig. 3, 4; Taf. XVI Fig. 23; Taf. XVII Fig. 6—8; Taf. XXII Fig. 3; Taf. XXVII Fig. 18a, b; Taf. XXVIII Fig. 7, 8, 13, 14 abgebildeten Formen ohne weiteres klar wird; so würde z. B. bei der Taf. XVII Fig. 6 gezeichneten *Virgulina schreibersiana* die Festigkeit des Embryonalendes in keiner Weise leiden, wenn der Endstachel ganz wegfiele und durch eine blose Wandverdickung ersetzt würde; er ist aber offenbar zu Abwehrzwecken aufgestellt.

Die Bewaffnung kommt spärlich zerstreut an allen Stellen des Systems vor, und bietet über die Spezies hinaus keinerlei Gruppierungsmittel für die Systematik.

d) Schwebedekorationen (= Globigerinenstacheln).

Die Schwebedekorationen sind als stark verlängerte Festigungs- oder Abwehrdekorationen aufzufassen, die durch intensive Längenentwicklung eine Oberflächenvergrößerung der Schalenwand herbeiführen und dadurch die Reibung und die Schwebefähigkeit der Schale im Wasser erhöhen; sie kommen darum nur bei pelagisch lebenden Formen, also bei den Foraminiferen des Planktons, vor, und sind hier in Form oft sehr langer (in Maximalfällen können die Borsten die fünffache Länge des Durchmessers der zugehörigen Kammer erreichen), manchmal aber auch kürzerer borstenförmiger Stacheln bei den Genera *Globigerina, Orbulina* und wahrscheinlich auch bei *Sphaeroidina* (cf. im systematischen Teil bei *Sphaer. dehiscens* und Taf. XXXVIII Fig. 15, die inneren bestachelten Kammerlagen) auf die Mehrzahl der Individuen verbreitet oder Allgemeingut bestimmter Spezies. Beim Genus *Hastigerina* nehmen sie in der Gestalt von dreiflügeligen Lanzen ein für das ganze Genus sehr typisches Gepräge an (Taf. XXXVII Fig. 2, 12—14) und tragen bei *Hastigerina pelagica* an ihrem distalen Ende widerhakenartige, wahrscheinlich noch eine Abwehrfunktion bekundende, Zähnchen (Taf. XXXVII Fig. 2).

In normalen Fällen stehen die Schwebestacheln, -borsten oder -lanzen stets senkrecht auf dem Wandteil, von dem sie ihren »Ursprung« nehmen, eine Tatsache, die auch in ihren Polarisationsverhältnissen, wie oben p. 102 gezeigt wurde, ihren exakten Ausdruck findet. Ihrer Bestimmung entsprechend, ragen sie in radiärer Richtung zu den Kammern allseits nach außen.

Jedoch habe ich ein sehr merkwürdiges Exemplar der *Globigerina triloba* gefunden, das in seiner letzten Kammer nicht bloß äußere, sondern auch nach innen gerichtete Stacheln trug, die auf der Innenwand senkrecht aufsaßen und radiär nach dem Zentrum des Kammerhohlraums gerichtet waren. Die Textfigur XXXIV zeigt dieses Unikum, bei dem ich durch Wegnahme eines Teils der Gehäusewand den Einblick in den Hohlraum der Endkammer mit ihren pervers gestellten, inneren Borstenstacheln freigelegt habe; eine derartige Stachelaufstellung erscheint ganz zwecklos, und muß darum und wegen ihrer Isoliertheit wohl als durchaus anormal aufgefaßt werden.

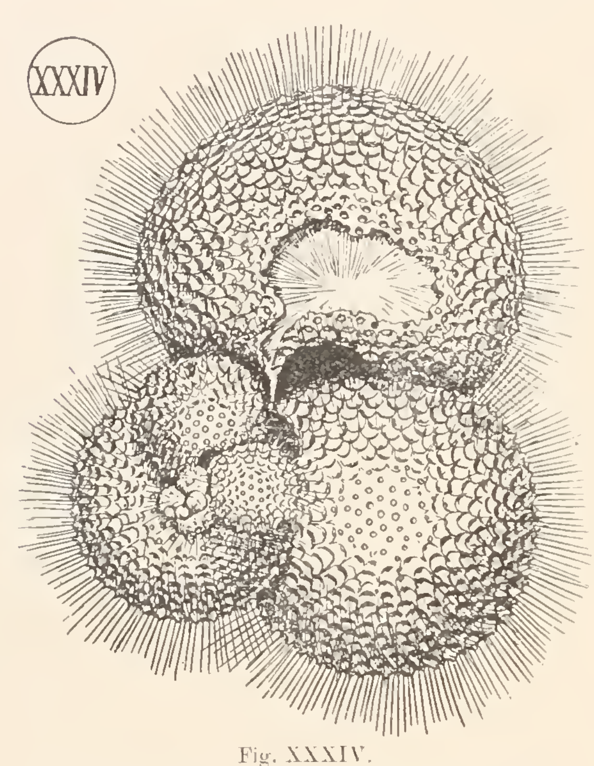


Fig. XXXIV.
Anormale *Globigerina triloba* Reuss mit pervers gestellten inneren Stacheln in der Endkammer.
Größe = 0,81 mm (J. Nr 180) Vergr.: 95 : 1.

Unter den pelagischen Globigerinen kommen auch ganze Spezies oder einzelne Individuen sonst bestachelter Arten ohne Stacheln vor. Von jeder bestachelt aufgefundenen Globigerine muß zwar angenommen werden, daß sie pelagisch gelebt hat; man darf aber demnach nicht hieraus folgern, pelagisches Leben fordert bei Globigerinen Stachelbesitz.

Bei den Globigerinen stehen die Stacheln in Sechseckaufstellung um die Poren herum über die ganze äußere Schalenfläche sehr gleichmäßig verteilt (Taf. XXXI Fig. 11, 14; Taf. XXXII Fig. 7, 9, 10 usw.)[1], während die Lanzen der Hastigerinen mehr oder weniger auf die distalsten Teile des peripheren Schalenrandes beschränkt sind (Taf. XXXVII Fig. 2, 9—10).

In Anbetracht dessen, daß es sich hier um Plankton-Foraminiferen handelt, wird eine eingehendere Behandlung dieser Dekorationsart angezeigt sein.

Die primitiveren Vertreter der Globigerinen zeigen noch keine Schwebeborsten. *Globigerina radians* (Taf. XXIX Fig. 2—4) besitzt in der Regel eine fast poliert glatte Oberfläche; auch bei *Globigerina ternata* (Taf. XXIX Fig. 5—13) kann die Schalenwand stellenweise, vor allem auf der Evolutseite noch recht glatt sein, auf der ventralen Involutseite und dem peripheren Schalenrande treten hier aber, höchstens die Rolle einer Festigungsdekoration versehend, kleine gerundete Knöpfchen (Taf. XXIX Fig. 5) bis etwas zugespitzte Höckerchen (Taf. XXIX Fig. 11—12) auf, die sich dann, oft verstärkt, vergrößert und zuweilen ihrer relativen Anzahl nach vermehrt, bei *Globigerina glutinata* (Taf. XXIX Fig. 14—26) über die ganze Schalenober-

[1]) Bei den Abbildungen sind die nach oben gerichteten Stacheln meist nicht mit eingezeichnet, weil sie bei der Einstellung auf den Schalenrand, die wegen der Wiedergabe der Schalenform notwendig war, in einer anderen optischen Ebene liegen und darum nicht gleichzeitig mit der Schalenwand gesehen werden können; außerdem waren die im Gesichtsfeld nach oben gerichteten Stacheln häufig durch den Deckglasdruck abgebrochen, oder aus ihrer normalen radiären Richtung herausgebogen; z. B. Fig. 9 Taf. XXXII.

fläche hinübergezogen finden. Hier treten dann die Dekorationsknöpfchen mit neuen Modifikationen auf; neben Knöpfchen mit kreisförmiger Basis (Taf. XXIX Fig. 17, 22) werden solche mit unregelmäßiger Basis gefunden (Taf. XXIX Fig. 24a); dabei vergrößern sie sich zu stumpfen Dornen (Taf. XXIX Fig. 15, 24a) oder sie platten sich zur Zungenform ab (Taf. XXIX Fig. 25a). Wichtiger ist das bei leeren Bodenexemplaren nicht selten konstatierbare Vorhandensein von blindgeschlossenen einstichartigen Kanälen[1]) in den Knöpfen (Taf. XXIX Fig. 14, 25c), weil sie wahrscheinlich als vormalige Einpflanzungsstellen von Schwebeborsten zu gelten haben. Zwar ist es angesichts des Taf. XXIX Fig. 17 abgebildeten, pelagisch gefischten Exemplars durchaus sicher, daß *Globigerina glutinata* auch ohne Borsten pelagisch schweben kann. In dem Exemplar der Figur 14 finden sich aber am unteren rechten Rande der Schlußkammer zwei strichartige Gebilde in der Kalkwand dieser Kammer eingeschlossen, welche ich für ehemalige Kalkborsten der vorletzten Kammer halten muß, die bei der sekundären Verdickung der Schlußkammer von den verdickenden Kalkschichten eingeschlossen und dadurch erhalten worden sind. Derartige in die Kammerwand eingeschmolzene Nadelreste kommen in nicht zu mißdeutender Ausbildung bei exquisit stacheltragenden Formen, z. B. bei *Globigerina triloba* gar nicht selten vor, und können auch bei *Globigerina glutinata*, wo die Verhältnisse an sich nicht so klar liegen, mit um so größerem Rechte in dem gleichen Sinne gedeutet werden, als ich bei einem fossilen, aus dem Mergel des Val di Siena stammenden Exemplar, das (bei gleichfalls durchlochten Knöpfen und sonstiger Ausbildung wegen) als der *Globigerina glutinata* nächstverwandt angesehen werden muß, ganz unzweifelhafte, derartig eingeschmolzene Schwebeborstenreste angetroffen habe (Taf. XXXIII Fig. 24)[2]).

Da *Globigerina glutinata* äußerst enge, verwandtschaftliche Beziehungen zu dem Genus *Orbulina* (vgl. Taf. XXXIV Fig. 1 mit Fig. 2 und *Orbulina* im systematischen Teil) zeigt, so läßt sich verstehen, daß auch die *Orbulina*-Hülle ihre Schwebeborsten in vielen Fällen in ganz ähnlicher Weise aufstellt, wie wir für *Globigerina glutinata* vermuten mußten, nämlich auf basalen Knöpfchen, und zwar gilt dies ebensowohl für die jugendlichen, noch nicht eingehüllten Exemplare (Taf. XXXVI Fig. 4) als für die *Orbulina*-Hülle selbst (Taf. XXXV Fig. 9, St. b.); auf Knöpfen mit allerdings modifizierten, nämlich kolbig verdickten Enden, trägt auch *Globigerina conglobata* bisweilen (Taf. XXXIII Fig. 18) ihre Borstenstacheln. Variationen dieser Aufstellungsart sind aber häufig und zuweilen an ein und derselben Schale zu finden; so zeigt die jugendliche *Globigerina marginata* (Taf. XXIX Fig. 1a—c), die noch einen durchaus *Rotalia*-ähnliches Aussehen trägt, Borsten, die ohne jede Verdickung an der Basis auf der Schalenwand entspringen, neben solchen, die deutlich auf Knöpfen aufgesetzt sind; die gleichfalls jugendliche *Globigerina triloba* der Fig. 1 Taf. XXXII besitzt nur Stacheln ohne verdickte Basis. Solche verdickungslos aufgesetzte Stacheln sind aber selten und liefern keine weiteren Bildungen, ohne sich vorher an der Basis verdickt zu haben; es kann vielmehr für sicher gelten, daß die weitere Ausgestaltung der Schalenornamentik, von denselben Knöpfen ausgeht, auf denen auch die Stacheln ihre Aufstellung gefunden haben.

[1]) Auch bei manchen Exemplaren der *Globigerina lamellosa* (Taf. XXX Fig. 5a) finden sich solche, so daß auch für diese Form wenigstens gelegentlicher Borstenbesitz anzunehmen sein wird.

[2]) Dieses Exemplar beweist zugleich, daß auch unter den Globigerinen früherer Erdperioden bereits stacheltragende Formen existiert haben.

Diese weitere Ornamentik, welche den Schwebeborsten ein festes Aufstellungsgerüst verleiht, erreicht ihre höchste Stufe, in dem bereits oben (p. 134) erwähnten vorwiegend hexagonalen Kantennetzwerk, das mit seinen Kanten die Halbkugeltrichter umschließt, auf deren Grunde die Poren gelegen sind (Taf. XXXI Fig. 6 usw.).

Die Genese dieses Kantennetzwerkes mit seinen in den Knotenpunkten des Netzes aufgerichteten Stacheln, spielt sich, wie aus dem Zustande ungleichaltriger Neukammerbildungen verschiedener Exemplare zu schließen ist, im allgemeinen folgendermaßen ab. Zuerst lassen sich auf der Neukammerblase (= primäre Kammerwand und innere Pseudochitintapete) nur die, offenbar äußerst früh oder sogar gleichzeitig mit der Kammerblase angelegten, Poren erkennen (vgl. Taf. XXX Fig. 18, die kleine Endkammer und Taf. XXXI Fig. 14, die in der Figur nach oben gerichtete, aus der Kalymma hervorragende Schlußkammer); es treten dann sehr bald feine Haarborsten hinzu (vgl. Taf. XXXI Fig. 11, die tangential angelagerte Endkammer); die Borsten verdicken sich alsdann an ihrer Basis, indem sekundäre Schalenmasse meist in Knöpfchenform um ihr auf der Schalenwand aufsitzendes Wurzelende abgelagert wird (vgl. Taf. XXXI Fig. 15 die Endkammer); hierauf recken sich die Basalverdickungen in die Länge und dehnen sich als scharfe, aber zunächst flache, kantige Erhebungen auf den imperforierten Schalenteilen, die zwischen den Poren liegen (Taf. XXXII Fig. 13), in der Weise aus, daß sie auf kürzestem Wege, also geradlinig, die Basis jeder Nadel mit derjenigen ihrer nächststehenden Nachbarnadel verbinden, wobei sie sich stets in der Mitte der Porenabstände halten; durch Erhöhung dieser Kanten und konkave Ausgestaltung ihrer seitlichen Ränder entstehen dann allmählich die Kugeltrichter. In Osmiumpräparaten zeigt die nächste Umgebung der Poren sehr häufig eine hell glasige Beschaffenheit, während die konkav aufsteigenden Trichterwände von stärker gebräunten, ziemlich regelmäßig angeordneten korpuskulären Kalkpartien aufgebaut werden (Taf. XXXV Fig. 10); auf dem glasigen Grunde der Halbkugeltrichter schimmert offenbar noch die stärker verkalkte primäre Schalenwand durch, während die sekundäre exogene Schalenmasse, welche die Seitenwände der Kugeltrichter zu bilden hat, infolge ihres geringeren Kalkgehaltes und ihres größeren Reichtums an organischer Substanz (cf. p. 116) sich stärker bräunt und in mehr oder weniger kuglig korpuskulären [wahrscheinlich in während der Niederschlagung »koagulierten«] Partien abgeschieden wird (Taf. XXXV Fig. 10).

e) Zur Mechanik der Entstehung der Dekorationen mit besonderer Berücksichtigung der Globigerinen.

Wo sich Dekorationen in massigerer Ausbildung etwa als Abwehrdekorationen auf der Schalenwand aufgestellt finden, da läßt sich, wie ich in meiner früheren Arbeit (Rhumbler **03** a II. Teil p. 252 f. 79—81) ausgeführt und abgebildet habe, häufig der Nachweis führen, daß diese Dekorationen wiederum unter einem bestimmten Randwinkel der Schalenwand aufsitzen, der für alle gleichgeartete Dekorationen derselben Schale, meist auch für verschiedene Individuen der gleichen Spezies, gilt. So ergibt sich z. B. bei dem Taf. VII Fig. 3 abgebildeten Exemplar der *Spirillina spinigera*, daß sich die robusten Randstacheln mit einem Basiswinkel von ca. 70° dem peripheren Schalenrande aufsetzen, sofern man nur jeden Stachel nach der Reihe während

der Messung in die Horizontalebene des Mikroskops richtig eingestellt hat. Diese Gleichheit der Randwinkel spricht wieder in unzweifelhafter Weise dafür, daß auch die Substanz der Dekorationen in ursprünglich flüssigem oder wenigstens zähflüssigem Zustande abgeschieden wird.

Ohne die Mechanik der Dekorationsaufstellung im einzelnen durchführen zu wollen, sei hier etwas näher auf die komplizierten Dekorationsstrukturen eingegangen, die im vorigen Abschnitt für die Globigerinen angegeben wurden; denn sie enthalten keinerlei Momente, die einer verhältnismäßig einfachen mechanischen Erklärung prinzipiell unzugängig erscheinen könnten, und werden außerdem auch erklärende Streiflichter auf andersartige Dekorationen abzuzweigen erlauben. Zunächst läßt sich feststellen, daß die Sechseckfelderung der Porentrichter von Globigerinen nicht etwa der versteinerte Ausdruck einer entsprechenden inhärenten Struktur des Sarkodemantels ist, unter welchem sie als exogene, sekundäre Schalenmasse (p. 116) zur Abscheidung kommt. Bei denjenigen, im systematischen Teil näher zu besprechenden, Orbulinen, deren *Globigerina*-Einschluß infolge unzureichender Einhüllung noch auf der *Orbulina*-Hülle stellenweise mit mosaikartig eingefügten *Globigerina*-Wandteilen hervorblickt, werden bei der exogenen sekundären Kalkablagerung diese *Globigerina*-Wandeinsätze nämlich stets mit viel engmaschigeren Verdickungsnetzen überzogen, als die angrenzenden Wandteile der eigentlichen *Orbulina*-Hülle (Taf. XXXIV Fig. 5 (Gl.); Taf. XXXV Fig. 7 (Gl. E.); Taf. XXXVI Fig. 11 (Gl. E.); Taf. XXXVII Fig. 1c, 1d). Es läßt sich hier mit großer Sicherheit konstatieren, daß der gegenseitige Abstand der Poren für die Durchmesser der Poraltrichter, bzw. für die Maschenweite des hexagonalen Netzkantenwerks in erster Linie allein maßgebend ist; die Poren der *Globigerina*-Wandteile liegen enger zusammen als diejenigen der *Orbulina*-Hülle, und jede Pore erhält einen Trichter, so daß auf derselben Flächeneinheit sich hier mehr Trichter als auf der *Orbulina*-Hülle befinden, und jeder Trichter auf dem *Globigerina*-Wandteil entsprechend kleiner ausfallen muß. Die Außenseite der Schale fällt also bei solchen »imperfekten« Orbulinen lokal verschieden aus, je nach der Anzahl der Poren, die sich auf gleich großen Flächeneinheiten befinden, obwohl die ganze Außenseite doch als von einem einheitlichen Sarkodemantel, bzw. von einer einheitlichen Kalymma überzogen, angenommen werden muß (ähnlich Fig. 5 Taf. XXXI).

Man kann sich die erste Entstehung der Borstenansätze nach Art einer vielseitigen, von jeder Pore aus inszenierten Kammerbildung vorstellen, bei welcher die gradatim abgeschiedene, im ersten Beginn flüssige[1]) kolloidale Pseudochitinkalkmasse, welche kurz darauf als exogene sekundäre Schalensubstanz niedergeschlagen wird, in viel zu geringer Menge vorhanden ist, um sich als zusammenhängende Haut wandartig nach außen niederschlagen zu können, und bei welcher gleichzeitig die Adhäsion dieser noch flüssigen Substanz zu den unterliegenden bereits bestehenden Wandteilen eine so große ist, daß sie von dieser Wand, also der primären Schalenwand, nicht losläßt und sich über diese als sekundäre Wandmasse niederschlägt, sobald sie mit ihr irgendwo in Berührung kommt. In der neueren Nomenklatur der Kolloidchemie[2]) würde

[1]) Auch Biedermann (01 p. 133) wurde bei Untersuchung der Molluskenschale und deren Entstehung zu der Annahme geführt, daß diese aus einem »offenbar in Form einer Lösung« abgeschiedenen, teils organische, teils anorganische Substanzen enthaltenden, Sekret ihren Ausgang nimmt.

[2]) Cf. Wo. Ostwald: »Grundriß der Kolloidchemie«. Dresden 1909, p. 395 ff.

man sich folgendermaßen auszudrücken haben, das zweiphasige Emulsoid, die flüssige Pseudochitinkalkmasse, wird von der festen Phase, d. h. von der bereits bestehenden primären erstarrten Kalkwand adsorbiert[1]); wobei allerdings noch festzustellen bleibt, warum die Adsorption, d. h. die Anlagerung der Pseudochitinkalkmasse auf der primären Kalkwand zunächst nur an bestimmten Schalenstellen, nämlich dort, wo sich die Borsten finden, stattfindet an anderen aber nicht; warum sie, kurz gesagt, in Sechseckaufstellung um die Poren herum, auftritt.

Es scheint mir sehr wahrscheinlich, daß die erste Aufstellung der Borsten durch Wirbel bedingt wird, welche die emulsoide Pseudochitinkalkmasse auf ihrer Oberfläche mit sich führen, und diese Substanz dann an den betreffenden Stellen mit der primären Kalkwand in erstmaligen Kontakt und damit zugleich zur Festheftung auf der Primärwand bringen. Das Zustandekommen hierzu geeigneter Wirbel läßt sich leicht ableiten.

Die in höherem oder geringerem Grade flüssige oder zähflüssige Pseudochitinkalkmasse muß, da sie von der Sarkode »abgeschieden« wird, auf die Oberfläche der Sarkode treten und bedarf hierzu nach den von mir andernorts[2]) entwickelten Exportbedingungen einer größeren Adhäsion zum umgebenden Meerwasser als die Sarkode. Besitzt sie aber diese notwendig größere Adhäsion zum Meerwasser, so muß bei ihrer ersten Ankunft auf der Oberfläche nach physikalischen Gesetzen[3]) ihr erster Berührungspunkt mit der Oberfläche zum Scheitel eines »Ausbreitungswirbels» werden, der von diesem Scheitelpunkt aus sich zentrifugal, fontainenartig nach den Seiten hin ausbreitet und im Kreise nach dem Scheitelpunkt hin wieder zurückläuft, der von der Seite gesehen also den in Textfigur XXXV*b* dargestellten Verlauf hat. Steigt nun die flüssige Pseudochitinkalkmasse aus allen Poren auf, so muß über allen Poren ein derartiger Ausbreitungswirbel entstehen und jeder Wirbel wird als Ausbreitungswirbel seine auf die Oberfläche übergetretene Pseudochitinkalkmasse soweit von dem Ausbreitungsscheitel wegzubringen streben, als möglich und schließlich da zur Ablagerung bringen, wo ihm sein Nachbarwirbel den geringsten Druck entgegensetzt. Die Stellen, die von den Ausbreitungswirbeln am weitesten entfernt und von den Nachbarwirbeln den geringsten Druck auszuhalten haben, sind aber, wie man sich an Textfigur XXXV*e* und *f* vergegenwärtigen kann, bei der Quincunxstellung der Poren (p. 140) notwendig in hexagonaler Anordnung um die Poren verteilt, in dieser, aus physikalischer Betrachtung abgeleiteten, hexagonalen Aufstellung wird sich also die flüssige Pseudochitinkalkmasse ansammeln und hier wird sie an der unterliegenden primären Schalenwand adhärieren und sich unter Erstarrung, solchermaßen die Basisenden der Stacheln bildend, niederschlagen.

Wer mit entsprechenden physikalischen Vorgängen weniger vertraut ist, dem könnte die Annahme derartiger Wirbel sehr kompliziert und deshalb unwahrscheinlich erscheinen, es mag daher hervorgehoben werden, daß Wirbel von der angenommenen Art zu den gewöhnlichsten Vorkommnissen bei Entmischungsvorgängen (die Pseudochitinkalkmasse und die Sarkode werden hier entmischt) gehören und daß überdies Wirbel ganz ähnlicher Art allein schon durch das

[1]) Als adsorbierende Kraft wäre hierbei die oben p. 101 genannte »orientierte Adsorption« anzusehen, welche beispielsweise Nadeln von Kalkschwämmen, die in kohlensauren Kalk enthaltendes Wasser hineingelegt werden, mit einer Kalkkruste ausstattet, deren Teilchen dieselbe optische Orientierung wie die der Nadeln aufweist (Sollas).

[2]) Cf. Rhumbler 03a Teil II, p. 257, 258.

[3]) Es findet unter solchen Bedingungen eine Herabsetzung der Oberflächenspannung an dem betreffenden Oberflächenpunkte statt, die in einem flüssigen System stets einen Ausbreitungswirbel zur Folge hat.

bloße Hervortreten der Sarkode aus den Poren auf Grund einer notwendig entsprechenden Lagerung der Strömungslinien (also auch ohne Beihilfe der Oberflächenspannungserniedrigung am Ausbreitungsscheitel) entstehen müssen (Textfig. XXXV *a*); die »Ausströmungswirbel« allein würden aber nur so lange andauern können, als die aus den verschiedenen Poren hervortretenden Sarkodepartien noch nicht miteinander verschmolzen sind, während die von mir behaupteten »Ausbreitungswirbel« von unbeschränkter Dauer sein können: sie treten so lange und so oft auf, als flüssige, noch nicht erstarrte Pseudochitinkalkmasse aus den Poren hochsteigt. Dabei können die Wirbel als beliebig langsam angenommen werden, so daß sie sich möglicherweise direkter Beobachtung durch ihren langsamen Verlauf entziehen könnten.

Ein physikalischer Vorgang, der zu ganz anderen, rein physikalischen Zwecken im Jahre 1901 von Bénard[1]) beschrieben worden ist, zeigt ohne weiteres, wie in Quincunxstellung nebeneinanderliegende zentrifugale Wirbel tatsächlich, ihnen beigegebene, geeignete Substanzen in der postulierten hexagonalen Aufstellung deponieren. Erwärmt man ein 0,4 bis 1 mm hohe Schicht einer viskösen Flüssigkeit, z. B. flüssiges Paraffin, Stearin, Spermacetum u. dgl. von einer planen Unterlage her gleichmäßig, so bilden sich in der betreffenden Flüssigkeit vertikal aufsteigende Wärmekonvektionswirbel in gleichmäßigen Quincunxabständen[2]). Mengt man nun der Flüssigkeit kleinere, spezifisch leichtere Körper, wie Lycopodiumsamen, oder nicht netzbare (d. h. die Exportbedingungen erfüllende) Substanzen zu, so sammeln sich diese Substanzen wie in der aus Bénard kopierten Textfigur XXXV *f* zu sehen ist, in hexagonaler Aufstellung um die Wirbelachsen (die den Poren in der Schalenwand analog zu setzen sind), an, nachdem sie zunächst in der Achse des Wirbels hoch gestiegen (Textfig. XXXV *e*, *A*), dann zentrifugal radiär (*AB*) auf der Oberfläche entlang geglitten sind, um sich schließlich auf einer der Sechseckgrenzlinie entsprechenden Bahn (*BC*) in den Sechseckpunkt (*C*) einzuschieben. Hierbei mag noch erwähnt werden, daß die Oberfläche der erwärmten, viskösen Masse dabei vollständig das retikuläre Dekorationsrelief annimmt, wie es auch die Globigerinen zeigen, d. h. die Wirbelachse ist eingedellt (Textfig. XXXV *c*, *D*), während die Kanten sich mit konkaver Böschung erheben und an den Eckpunkten des Sechseckes ihre höchste Höhe erreichen, also an der Stelle am höchsten sind, die

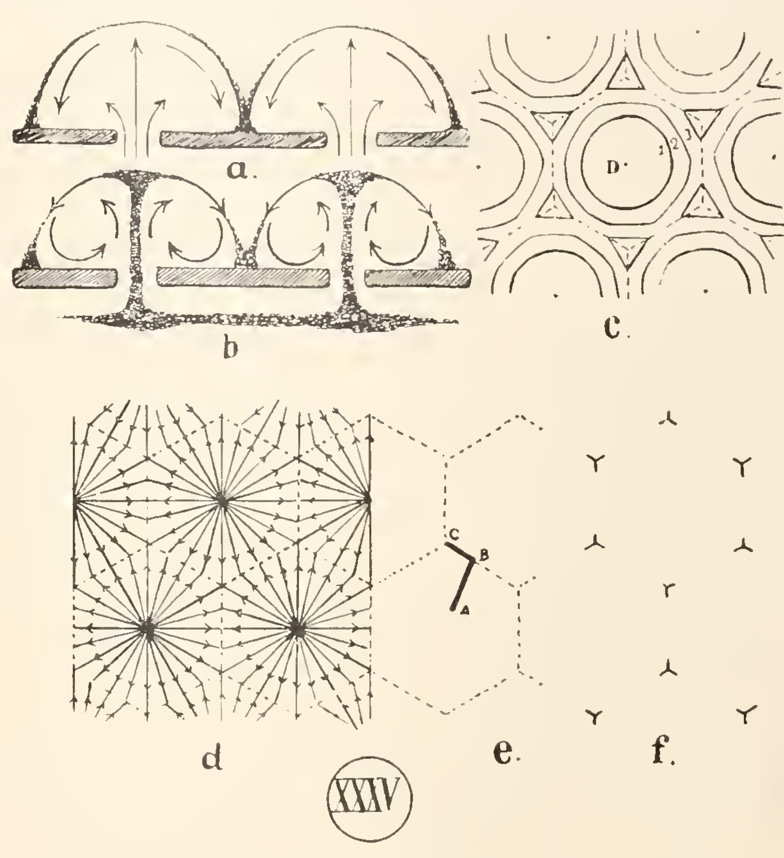


Fig. XXXV.

a) Schema für die Ausströmung einer zähflüssigen, die Unterlage netzenden Flüssigkeit aus zwei benachbarten Poren: von der Seite gesehen, gedacht. — *b*) Desgl., wenn in der ausströmenden Flüssigkeit eine exportfähige Beimengung enthalten ist; die exportfähige Substanz dunkel gehalten; sie breitet sich von dem Scheitel des Wirbels nach den Seiten hin aus. — *c*–*f*) Oberflächenansicht zentrifugaler Wirbelsysteme in einer zähflüssigen Flüssigkeit (*Spermacetum*), die von der Unterlage aus gleichmäßig erwärmt worden ist, nach Bénard. *c*) Wirbelrelief. *Spermacetum* mit Graphit versetzt; *D* = tiefste Stelle (Delle); 1—3 = Niveaulinien ansteigender Höhen, vom Graphit markiert. — *d*) Zentrifugale Oberflächenströme der Wirbel. — *e*) Weg (*ABC*) exportfähiger Substanzen im Wirbel. — *f*) Ablagerung dieser Substanzen in hexagonaler Aufstellung um die Wirbelscheitel, die ihre ursprüngliche Lagerung von Figur *d* beibehalten haben, aber in Figur *e* und *f* nicht wieder eingezeichnet sind.

Vergr. (nicht angegeben) wohl ca. 7 : 1. Fig. *c*—*f* aus Bénard 01 f. 13 und 8.

[1]) Bénard H: »Les tourbillons cellulaires dans une nappe liquide propageant de la chaleur par convection en régime permanent« in: Thèses présentées à la Faculté des Sciences de Paris pour obtenir le grade de Docteur ès Sciences Physiques. Paris 1901; 88 pgg.; 28 Textfigg.

[2]) Wodurch diese in Quincunxstellung auftretenden Wirbel bei dem angegebenen Versuch verursacht werden, ist für unsere Zwecke natürlich ganz gleichgültig und kann im Original nachgesehen werden. Wichtig für uns ist

der Aufstellung der Stacheln bei den Globigerinen entspricht. Die Liniensysteme, die bei dem Figur XXXV*e* wiedergegebenen Versuch durch Beimengung von Graphit zur Flüssigkeit erzielt wurden, können direkt in ihrer numerischen Folge 1 bis 3 als Niveaulinien einer entsprechenden Erhöhungsfolge angesehen werden.

Die vorstehenden Ausführungen zeigen demnach, daß die Ablagerung der aus den Poren aufsteigenden kolloidalen Pseudochitinkalkmasse in Hexagonalstellung um die Poren herum stattfinden muß (= erste Aufstellung der Stachelbasen) und daß dann in zweiter Linie auch ein hexagonales Kantenwerk entstehen kann (Textfig. XXXV*e*), das die Stachelbasen verbindet (= Kanten der Halbkugeltrichter). Obgleich nun bei gleichbleibenden oder im wesentlichen ähnlich bleibenden Bedingungen die Sechseckstellung auch nach der ersten Anlage der Dekoration noch eine gewisse Zeit lang der Ort bevorzugter Ablagerung von Pseudochitinkalkmasse bleiben wird, so daß die Kalkborsten auch späterhin, wenn das hexagonale Kantenwerk bereits ausgebildet ist, weiterwachsen können, weil sie stets in erster Linie von den Ausbreitungswirbeln mit neuer Substanz beschickt werden, so wird vermutlich angesichts des extensiven Längenwachstums, das schließlich die mögliche Höhe derartiger Wirbel überragt, und wegen der relativen Dünnheit der Borsten doch noch ein zweiter helfender Faktor bei der weiteren Ausbildung der Borsten in Rücksicht zu ziehen sei, nämlich die Orientierung der neu angesetzten Kalzitkriställchen mit ihrer optischen Achse parallel zur Längsrichtung der Borste infolge der bereits oben (p. 101, 102) besprochenen »orientierten Adsorption«. Die Einrichtung der Kristallachsen in die Längenrichtung der Borsten wird die Borsten auf Kosten eines unterdrückten Dickenwachstums vor allem in die Länge wachsen lassen.

Textfigur XXXV*f* legt nahe, daß von den geschilderten Verhältnissen auch die Dreiflügeligkeit der *Hastigerina*-Lanzen (Taf. XXXVII Fig. 12—14) abgeleitet werden kann; diese Dreiflügeligkeit wäre eigentlich auch für die Borsten anderer Globigerinen zu erwarten; es ist aber klar, daß eine zylindrische Abrundung der Borsten erfolgen muß, wenn die Oberflächenspannung der neu angelagerten noch flüssigen Pseudochitinkalkmasse auf der Grenzfläche gegen die Sarkode hin den umgebenden Spannungsanomogenitäten[2]) in der umgebenden Sarkode gegenüber sehr groß wird. Diese Spannung muß bei den dünnen Borsten aber in der Tat sehr groß sein, denn die Oberflächenspannung ist dem Krümmungsradius der Oberfläche umgekehrt proportional; der außerordentlich kleine Krümmungsradius der Zylinderoberfläche der Borsten muß also eine außerordentlich starke Oberflächenspannung der angelagerten Pseudochitinkalkmasse zur Folge haben, gegen welche die Spannungsanomogenitäten in der umgebenden Sarkode offenbar wirkungslos zurücktreten.

nur, daß zentrifugale Oberflächenwirbel (für uns = Ausbreitungswirbel) Substanzablagerungen der angegebenen Art veranlassen können.

[1]) Die Bénardschen Wärmekonvektionswirbel enthalten in ihrer Wirbelachse aber eine ruhende Säule, die den Ausbreitungswirbeln fehlt; man kann sie sich hier auf Null reduziert denken. Da erst die abströmenden Teile der Wirbel für uns wesentlich sind, spielt diese ruhende Achsensäule der Konvektionswirbel bei unserem Vergleich keine wesentliche Rolle und kann in erster Annäherung vernachlässigt werden.

[2]) Die Spannungsanomogenitäten in der umgebenden Sarkode finden in den Ausbreitungswirbeln ihren unmittelbaren mechanischen Ausdruck.

Bei den von Bénard (01) untersuchten, in hexagonaler Anordnung abgefelderten Wirbelsystemen, die in gleichmäßig von der Unterlage her erwärmten viskösen Flüssigkeiten entstehen, darf die Höhe der Flüssigkeitsschicht, in der die Wirbel entstehen, ein ungefähres Drittel[1]) der Scheitelabstände der Wirbel nicht überschreiten, wenn die Sechseckfelderung eintreten soll. Es darf wohl ohne weiteres angenommen werden, daß ähnliche Verhältnisse auch für die von uns erschlossenen Ausbreitungswirbel gelten müssen, daß also das polygonale[2]) Wirbelsystem nicht zur Ausbildung kommt, wenn die Poren, als Wirbelausgangspunkte, sehr dicht zusammenstehen, wie beispielsweise bei den Nodosariden und der extrathalame Sarkodeüberzug [das Chitosark, das die Ablagerung der sekundären exogenen Kalkmasse besorgt] infolge hiervon eine Höhe aufweist, die mehr als ein angenähertes Drittel des sehr engen Porenabstandes beträgt.

Was wird aber unter solchen Umständen, bei sehr dichter Porenlagerung also, eintreten? Die infolge der Exportgesetze aufsteigende Pseudochitinkalkmasse wird über den dichtstehenden Poren auf der Oberfläche des Chitosark zu einer Schicht zusammenfließen und sich von dem Gebiete der dichtstehenden Poren zentrifugal als unendlich dünne Schicht auszubreiten suchen, bis sie Stellen findet, wo ein Aufstieg gleicher Substanz nicht stattfindet, wo also etwa porenlose Wandstellen auf der Schalenoberfläche vorhanden sind oder gar ein Stachel oder eine sonstige kalkige Schalenerhöhung in dem Ausbreitungsfeld hervorragt. Hier, also an den Rändern der Porenfelder wird sie sich zusammenhäufen und kann hier an die betreffenden porenlose Wandteile durch »orientierte Adsorption« angelagert werden. So ergibt sich eine einfache Erklärung für die oben schon (p. 144) erwähnte Tatsache, daß die Dekorationen nahezu ausnahmslos aus fester imperforierter Kalkmasse bestehen[3]), sie werden auf imperforaten Schalenstellen aufgesetzt und entwickeln aus sich heraus selbst keine echte Poren, da ihnen zur Pseudopodienbildung befähigtes Plasma fehlt, sie bleiben also auch fürderhin solid und porenlos.

Es wird genügen, diese, durch nachträgliche Beobachtungen kontrollierbare, Erklärungsmöglichkeiten entwickelt zu haben, um zu zeigen, daß auch die Entstehung der Schalenwanddekorationen keinerlei spezifisch vitalistische mechanische Faktoren zu ihrer Erklärung erfordert; eine detailliertere Ausarbeitung der einschlägigen Verhältnisse hätte nur dann Nutzen und Sinn, wenn direkte Beobachtungen über die Vorgänge vorlägen; vor allem verbietet auch unsere Unkenntnis darüber, wie sich die Periodizität der Ablagerung exogener Schalenmasse zu derjenigen der Kammerbildung verhält (p. 117), eine weitere theoretische Durchführung der Dekorationsmechanik.

[1]) Genauer betrug die Schichtdicke bei den Bénardschen Versuchen 0,247 bis 0,3058 der Abstände der Wirbelscheitel; vgl. die unter $\frac{c}{\lambda}$ verzeichneten Rubriken bei Bénard (01 p. 27, 79—81).

[2]) Zwischen den Sechsecken kommen bei den Bénardschen Versuchen, ebenso wie bei den Halbkugeltrichtern der Globigerinen, immer auch Wirbelfelder mit weniger als sechs Ecken vor (cf. Taf. XXXI. Fig. 5; Taf. XXXII Fig. 9).

[3]) Z. B. Taf. VII Fig. 3; Taf. XVI Fig. 23; Taf. XVII Fig. 6; Taf. XX Fig. 16; Taf. XXI Fig. 15, 18, 21—23; Taf. XXII Fig. 24; Taf. XXIII Fig. 25.

Sekundäre Resorptionen von Schalenwandteilen.

Während die im vorigen Abschnitt behandelten Dekorationen in der Regel als eine spätere Zutat aufgefaßt werden müssen, welche die Schalenwand erst während ihrer weiteren Entwicklung nach dem Kammeraufbau durch spätere orientierte »Adsorptionen« von Schalensubstanz erhält, kommen andererseits auch zahlreiche, aber seither nur wenig beachtete Fälle vor, in denen bereits fertig gebildete Wandteile nachträglich wieder beseitigt, bzw. durch »Resorption« entfernt werden.

A. Umlagerungsvorgänge an Schalenteilen arenoser Formen.

Die Festigkeit und die relativ hohe Resistenzfähigkeit, welche das, die Fremdkörper der arenosen Formen zusammenhaltende, Pseudochitin selbst konzentrierten Alkalien und Säuren gegenüber bekundet, solange diese Reagentien nicht heiß[1]) ($> 50^0$ C bis kochend) zur Anwendung kommen (Rhumbler, Awerinzew, Winter), läßt es von vornherein verständlich erscheinen, daß die während des ersten Gehäuseaufbaues erzeugten Gehäusewandteile im allgemeinen auch bei etwa nachkommenden neuen Wandzusätzen nicht wieder beseitigt oder verändert werden; so verläßt z. B. die pseudopolythalame *Hormosina normanni* ihr Gehäuse, wenn es für ihren wachsenden Weichkörper zu klein geworden ist, entweder ganz, um sich ein neues größeres zu bauen, oder sie baut doch wenigstens jedesmal, wenn der seitherige Wohnraum zu eng geworden ist, ein neues größeres Gehäuse vor der Mündung des früheren kleineren Gehäuses an, und gibt dabei die frühere Altschale als Wohnraum ganz auf, indem sie ihren gesamten Weichkörper bloß in den Neubau einbettet[2]), offenbar weil eine nachträgliche Vergrößerung der früheren Schale bei Beibehaltung ihres ursprünglich monothalamen Saccamminidencharakters zu umständlich ausfallen müßte.

In anderen seltenen Fällen jedoch, nämlich bei *Saccammina sphaerica*, findet aber trotzdem eine derartig umständliche Vergrößerung des für den Weichkörper zu klein gewordenen Gehäuses

[1]) Die oben p. 89 gegen die Chitinnatur der Kittmasse geltend gemachte Löslichkeit in konzentrierten Alkalien und Säuren gilt nur für die heißen oder kochenden Reagentien; gegen kalte Säuren und Alkalien sind dagegen die seither untersuchten sandigen Schalen sehr widerstandsfähig.

[2]) Rhumbler (**05** p. 102). So erscheinen bei den erwachsenen Individuen die in den verschiedenen Perioden bewohnten Gehäuse ganz wie sonst bei echten Polythalamien die Kammern aneinandergehängt, aber im Unterschied zu echten mehrkammerigen Formen ist nur die letzte Kammer bewohnt, die alten Wohnungen stehen leer, sie bilden ein unbenutztes Anhängsel des den Weichkörper allein bergenden geräumigen Neubaues am Vorderende.

statt; es werden gewisse Stellen der Gehäusewand aufgebrochen und durch Zwischenschieben von neuen Bausteinen in weiterem Umfange wieder zusammengeordnet. Es entstehen so Deformierungen des Gehäuses, die erst später durch erneute Einschiebungen von Wachstumsstreifen wieder ausgeglichen werden[1]). Wenn auch bei diesem interkalaren Wachstum (p. 46) der *Saccammina sphaerica* die Kittmasse zwischen den Steinchen nicht vollständig gelöst und resorbiert wird, da sich an den einzelnen Steinchen eines in neuer Umordnung begriffenen Gehäuseteiles überall noch Reste der Kittsubstanz erkennen lassen, die von der früheren Lagerung der Steinchen in der Gehäusewand herrühren (Rhumbler **94**a, p. 580 t. 21 f. 8); so wird doch auch hier ohne Frage zum mindesten eine Herabminderung der Widerstandskraft der Kittmasse durch chemische Einwirkungen des Weichkörpers bei dem Umbrechen der Gehäusewandteile anzunehmen sein; denn die Gehäusewand ist zu anderen Zeiten so fest, daß sie eher den Weichkörper aus der Mündung herauspressen müßte, als daß sie durch dessen Aufquellungsdruck während des Wachstums ohne weitere Beihilfe zum Bersten gebracht werden könnte.

Eine Erweichung behufs nachträglicher Auseinanderdehnung der Kittmasse wird aus den gleichen Gründen auch bei dem einfacheren Expansionswachstum (p. 46) von *Myxotheca* und *Astrorhiza* anzunehmen sein, denn obwohl hier die Kittmasse an sich schon sehr viel weniger fest als bei *Saccammina* erscheint, ist auch hier die Nachgiebigkeit der Hülle im normalen Zustand kaum groß genug, um während des Wachstumdruckes ein ausschließliches Hervortreten der Sarkode aus den Mündungen oder Pseudopodiendurchbruchstellen zu verhüten; zumal bei *Astrorhiza* die Gehäusewand sehr dick zu sein pflegt.

Zwar handelt es sich bei diesen Vorgängen noch nicht um eigentliche Resorptionen, aber doch um sekundäre Einwirkungen des Weichkörpers auf bereits fertiggestellte Wandteile des Gehäuses, die mit wirklichen Resorptionen die Beseitigung der Dauerhaftigkeit des Wandkittes gemeinsam haben, und die darum wahrscheinlich als erste Vorläufer wirklicher Resorptionsvorgänge angesehen werden dürfen.

Wirkliche Resorptionen von Schalenwandteilen scheinen sich erst mit der kalkigen Wandstruktur entwickelt zu haben und kommen bei kalkigen Schalen zur Erreichung mannigfacher, ganz verschiedener Zwecke vor.

B. Echte Resorptionen von Schalenteilen bei kalkschaligen Formen.

1. Resorptionen bei der Schalenzertrennung.

Ein Vorgang, der mit einer ausgiebigen Resorption von Schalenwandteilen verknüpft ist, wurde oben p. 28 bereits erwähnt, nämlich die auffällige Anlage von Resorptionsstreifen, die *Orbitolites duplex* durch ihre Schalenscheibe hindurchlegt (Taf. XIV Fig. 6—8), um das Schalen-

[1]) Tafel I Fig. 5 zeigt ein in die Wachstumsperiode eingetretenes Exemplar der *Saccammina sphaerica*: während der hintere Teil (A) dieses Gehäuses ein sehr festes Gefüge zeigt, ist der vordere desselben (B), welcher die Mündung enthält, sehr unregelmäßig und nur sehr locker zusammengefügt; die Steinchen sind hier z. T. durch anhaftende alte Kittmasse gebräunt, daneben findet sich aber ein Komplex heller Steinchen (n. St.), welche zur Vergrößerung der Gehäusewand neu eingeordnet werden sollen.

ganze in mehrere regenerationsfähige Bruchstücke zu zerlegen und um hierdurch eine Art der Vermehrung durch Schalenteilung, oder besser durch Schalenzertrennung, herbeizuführen. Diese Resorptionsstreifen sind bei den wenigen von mir beobachteten Stücken sehr zweckmäßig angelegt, indem sie stets Schalenfurchen[1]) benutzt haben, die auch sonst gar nicht selten über die Planflächen der *Orbitolites duplex* in vorwiegend radiärer Richtung hinlaufen; im Gebiet dieser Furchen führen die Resorptionen naturgemäß am raschsten zu dem Ziele der Schalenzertrennung. Interessant ist bei dieser Art von Resorption, daß die Kammerwandsysteme zunächst zu einer Konfiguration gelangen, die dem dünnwandigen Lamellensystem eines Seifenschaumes geradezu zum Verwechseln ähnlich sieht, und daß dann später nur das Kantenwerk der Schaumkammern noch zu sehen ist (Taf. XIV Fig. 7), ehe die Schale in ihre Bruchstücke auseinanderfällt. Die in den ursprünglichen Kammern gelegenen Sarkodeteile, welche die Resorption besorgen, kugeln sich offenbar bei dem Resorptionsgeschäft einfach ab, ohne Rücksicht auf die frühere Kammerform und ihre Randwinkel; das begreift sich leicht, und zeigt wiederum deutlich, daß die Kammerform nicht der versteinerte Ausdruck einer der Sarkode von Haus aus inhärenten Struktur ist, sondern daß sie durch die früher (p. 55) angegebenen Faktoren bei jeder Kammerbildung aufs neue modelliert wird. Bei diesem Resorptionsvorgang fehlt zur Einhaltung der für die Kammerbildung maßgebenden Randwinkelverhältnisse die Grenzfläche zwischen den Flüssigkeiten »Sarkode und Meerwasser« und die bloß einseitige Berührung mit der festen Wand der Flußfläche, welche die Gleichheit der Randwinkel während des Kammeraufbaues inszenierten; die Sarkode ist vielmehr allseits von fester Wand umgeben, hat also nach allen Richtungen hin gleiche Verhältnisse um sich und arbeitet daher auch bei dem Resorptionsgeschäft nach allen Seiten in gleicher Weise, indem sie sich unter der Herrschaft ihrer Oberflächenspannung, gerade wie ein in das umgebende Meerwasser künstlich abgesprengter Sarkodetropfen, abzurunden strebt.

Es darf wohl angenommen werden, daß auch bei den Schalenzertrennungen (cf. p. 28) von *Calcituba, Frondicularia compta* (Taf. XXI Fig. 1a), *Vaginulina lequilensis* (Taf. XXI Fig. 6a) und von Lagenen (Taf. XXI Fig. 21—23), wenn schon geringgradigere, weniger auffällige Resorptionsvorgänge das Auseinanderfallen der Schalenteile erleichtern, wenn auch dahinzielende Beobachtungen zurzeit noch fehlen.

2. Resorptionen von Schalenwandteilen während der Cytogamie (= Plastogamie mit nachfolgender Embryonenbildung).

Schaudinn (**95a**, p. 188) hat bei der Cytogamie von *Discorbina globularis* die Beobachtung gemacht, daß die mit ihren Plasmaleibern zusammentretenden, »plastogamisch« verbundenen, Kopulanten ihre Schalen mit den Mündungen gegeneinanderpressen und hierauf häufig die Mündungen durch Resorption der sie umgebenden Schalenmasse sehr erweitern; auch an anderen Berührungsstellen können die aneinanderliegenden Wandteile beider Schalen resorbiert

[1]) Dieser Verlauf der Resorptionsstreifen in Schalenfurchen sichert dabei vor einer Verwechslung mit nachträglich abgeriebenen laciniaten Schalenwandvorwulstungen. Der ganze Resorptionsstreifen liegt beiderseits unterhalb der übrigen Schalenoberfläche, er kann also nicht durch Abreibung entstanden sein (cf. auch p. 28).

werden, so daß die Weichkörper durch breite Plasmabrücken in Verbindung treten. Auf diese Cytogamie folgt die Embryonenbildung [1]), bei der die von der Kopula umschlossenen Embryonen bereits zwei bis drei beschalte Kammern bilden, so daß meines Erachtens die Vermutung naheliegt, der, während der Cytogamie von den Mutterschalen durch Resorption abgelöste, Kalk werde für die nachher entstehenden Schalen der Embryonen wieder nutzbar gemacht.

Auch bei cytogamisch verbundenen Schalen von *Textularia folium* fand ich hochgradige Resorptionen; sämtliche Septen der kopulierten Schalen waren durch Resorption entfernt; jedoch kommen hier schon geringgradigere Resorptionen von Septen auch bei Einzelschalen vor (Rhumbler **06**, p. 61).

3. Resorptionen von Schalenwandteilen während der Brutbildung.

Winter (**07**, p. 20, 21) hat die Beobachtung gemacht, daß die etwa 42 bis 49 Kammern enthaltende, mikrosphärische Form von *Peneroplis pertusus*, wenn sie zur Embryonenbildung schreitet, die Kammersepten von der 26. bis 32. Kammer an mit pseudopodienartigen Plasmasträngen abnagt und regelrecht auflöst. »Während die Septen von hier ab gewöhnlich alle bis auf wenige Reststücke abgerissen werden, um einen Brutraum zu schaffen, werden die übrigen nur teilweise abgetragen. Das Schalenhäutchen und der Kalk werden hierbei aufgelöst, wodurch das Material zu den dicken Schalen der entstehenden Agameten [Embryonen. Ref.] geliefert wird.« Auch die auskriechenden Embryonen selbst können kreisrunde Löcher oder andersgestaltete Lücken in der Wand der Mutterschale durch Resorption erzeugen, um sich aus der Mutterschale frei zu machen (loc. cit. p. 23).

Ein Abtragen der peripheren Kammerwände hat Brady bereits 1892 (**92**, p. 119) bei der Embryonenbildung von *Orbitolites* beobachtet. Tatsächlich werden bei *Orbitolites duplex* zu dieser Zeit in dem peripheren Schalenteil sämtliche radiär und konzentrisch gerichteten Kammerwände resorbiert, so daß bloß die seitlichen Wandflächen (Taf. XIV Fig. 9, auch Fig. 6 *BR*.) wie die Scheiben eines breiten Manschettenknopfes stehen bleiben. Daß Resorptionsvorgänge ähnlicher Art bei der Brutbildung auch sonst noch vorkommen, beweist der Taf. XXXIX Fig. 22 abgebildete Anschliff der mit Embryonen erfüllten *Discorbina seriatopora* nov., bei welcher sämtliche Septen weggeräumt sind.

Derartige Resorptionen schaffen Raum und zugleich auch Schalenmaterial für die Brut.

4. Resorptionen von Kammersepten bei normalen Einzelschalen.

Auch bei normalen Einzelschalen, die weder vor einer Schalenzertrennung, noch vor einer Cytogamie, noch vor der Brutbildung stehen, kommt eine teilweise oder radikale sekundäre Resorption der Kammersepten vor; *Textularia folium* wurde in dieser Hinsicht schon genannt; bei ihr ist die Resorption innerhalb der gewöhnlichen Einzelschalen aber eine unvollkommene. Periphere Septalreste bleiben als vorstehende Kanten innerhalb der verschmolzenen Kammerhohlräume bestehen. Viel radikaler werden bei *Globigerina ternata* die Septen im Schaleninneren

[1]) Die Embryonenbildung kann aber auch ohne vorausgegangene Cytogamie eintreten (Schaudinn).

durch Resorption nach ihrer Entstehung[1]) während der Kammerbildung wieder entfernt, so daß weite sekundäre Kammerpforten (Taf. XXIX Fig. 9, 12 s. *KP*) entstehen, welche eine weitgehende Verschmelzung der, in den ursprünglich schärfer getrennten Kammern gelagerten, Sarkodepartien erlaubt.

Derartige Vorkommnisse, die sich voraussichtlich bei weiteren Untersuchungen noch vermehren lassen werden, sind jedoch nicht mit solchen zu verwechseln, bei denen die Septen dadurch besonders dünn bleiben, daß ihnen nach ihrer Überdeckung durch die Neukammer keine exogene sekundäre Schalensubstanz mehr aufgesetzt wird (Taf. XXX Fig. 16, *SS*; Taf. XXXI Fig. 4b, u. *W* = unverdickte Wandteile: Taf. XXXI Fig. 9 und Taf. XXXI Fig. 16, bei der die letzte Kammer abgebrochen und die Verschmächtigung des früher überdeckten Septalteiles zu sehen ist; cf. auch p. 116).

Vom Zweckmäßigkeitsstandpunkt lassen sich die genannten Fälle einer sekundären Septenresorption dadurch verstehen, daß die Außenwände bei *Textularia folium* so dick angelegt werden, daß sie eine weitere Stützung durch die Septen nicht nötig haben und daß der durch die Lösung der Septen eingesparte Kalzit für eine rasche Ausfestigung der Außenwände der Neukammern zur Verfügung gestellt werden kann; zugleich wird auch die Kommunikation der Sarkode von Kammer zu Kammer durch die Wegnahme der Zentralpartien der Septen erweitert und erleichtert, was vielleicht angesichts der sehr engen Mündung dieser Form einen weiteren Vorteil bedeuten mag (cf. auch Textfigur XXXVII *a*).

Globigerina ternata, die vermutlich den pelagisch lebenden Formen zugehört und als solche, den Gefahren des Meeresbodens nicht ausgesetzt, ihre Schale vor allem auf Schwimmfähigkeit hin ausgerüstet zeigt (p. 26), erleichtert offenbar durch die Resorption des Kalkes ihr Schalengewicht, und erhöht dadurch ihre Schwebfähigkeit, die bei dieser primitiven Globigerine nie durch Schwebeborsten wie bei anderen Gattungsgenossen unterstützt zu werden pflegt.

Schwieriger zu verstehen ist die mehr oder weniger weitgehende Septenresorption, die sich bei gewissen von mir als »sekundär« angesprochenen Nodosarien findet; z. B. bei *Nodosaria rotundata* (Taf. XX Fig. 23), *N. comata* (Taf. XX Fig. 24) und bei *N. communis* (Taf. XX Fig. 25 bis 27). Hier läßt sich eine Zweckmäßigkeit für das sekundäre Abräumen der Septen kaum angeben; es scheint sich vielmehr bei diesen sekundären Nodosarien nur um phylogenetische Reminiszenzen an einen früheren Lagenenzustand[2]) zu handeln, wie in dem systematischen Teil näher ausgeführt werden wird.

5. Rationell-selektive Resorptionen von Schalenteilen bei bestachelten pelagischen Formen.

Bei keiner der seither genannten Resorptionen tritt die Zweckmäßigkeit der Resorption bestimmter Schalenteile klarer zutage als bei denen der pelagischen Formen.

a) Globigerinen: Wenn eine pelagisch lebende mit Schwebeborsten ausgerüstete Globigerine, deren Borsten die fünffache Länge des zugehörigen Kammerdurchmessers erreichen

[1]) Daß die Septen ursprünglich vorhanden gewesen sein müssen, geht aus der Größe der Mündungswand und derjenigen der Endmündung selbst hervor; letztere ist durchgängig erheblich kleiner als die späteren sekundären Kammerpforten, die ihre vormalige Stellung einnehmen.

[2]) Der Weichkörper scheint noch wie bei dem früheren Lagenenzustand auf eine nicht eingeschnürte Rotationskörper-Oberfläche mit seinen Anomogenitäten abgestimmt, und löst darum wahrscheinlich die einschnürenden Septen durch Reibungsresorption (cf. weiter unten) auf.

können, sich zur Kammerbildung anschickt, fließt die kammerbauende Sarkode von der Mündung und der Spiralhohlkehle aus wie auch sonst bei anderen Formen auf der prospektiven Flußfläche vor, sie muß dabei aber die zahlreichen Borsten umfließen, die auf der Flußfläche, ebenso wie auf allen übrigen Schalenwandteilen, allwärts aufgestellt sind. Dabei müssen natürlich anfänglich die langen Borsten der überflossenen Flußflächen in ganz verschiedenen Richtungen aus der kammerbauenden Sarkode hervorragen, wie man sich leicht an Fig. 11 Taf. XXXI vergegenwärtigen kann, wenn man die von der Neukammer überdeckten, durch die Neukammerblase in der Figur hindurchschimmernden Stacheln sich auf ihre frühere, d. h. der Größe der nicht überdeckten Borsten entsprechende, Länge ausgezogen denkt. Trotz dieser notwendigen Erwartung sieht man aber weder in Fig. 11 noch bei den Exemplaren der Figuren 12 und 14 Taf. XXXI irgendwo die überflossenen Borsten mit ihren Enden aus der Neukammerblase hervorragen. Es gilt hier vielmehr als Regel — von der ich trotz eingehender Prüfung zahlreicher anderer Exemplare nur eine gleich zu erwähnende Ausnahme gefunden habe — daß die »hervorstehenden«, distalen Enden der überflossenen Borsten zur Zeit der ersten Ausbildung der primären Kammerblase glatt wegresorbiert werden, während die in der kammerbauenden Sarkode durch das Umfließen selbst eingeschlossenen zentranen Enden derselben Borsten zunächst noch, offenbar als Innenstützen für die anfänglich noch wenig widerstandsfähige Blasenwand, stehen bleiben. Diese stehengebliebenen zentranen Stützenden der überflossenen Borsten sind innerhalb der Neukammerblasen in den Figuren 11, 12 und 14 Taf. XXXI deutlich zu erkennen. In Fig. 14 trägt die Neukammerblase noch keinerlei Borstenansätze, in Fig. 11 aber sind die Neuborsten bereits als ein noch relativ kurzer Haarbesatz zur Anlage gekommen und man überzeugt sich leicht, daß diese haarförmigen kurzen Neuborsten, vollständig unabhängig von den in der Neukammer eingeschlossenen Borstenresten, ihre normale senkrechte Aufstellung auf der Wand der Neukammerblase gefunden haben. Die alten Borstenenden werden also während dieses ersten extrathalam sich abspielenden Resorptionsaktes weggeräumt und neue Borsten werden dafür senkrecht auf der neuen Kammerwand aufgebaut.

Die einzige vorhin angedeutete Ausnahme wird bei solchen der überflossenen Schwebeborsten gemacht, die zufällig so auf die Neukammerblase auftreffen, daß ihre distalen Enden senkrecht durch die Blasenwand hindurchtreten; solche Schwebeborsten, die zufällig also schon von vornherein die senkrechte Stellung besitzen, bleiben als Borsten der Neukammer in ganzer Länge oder wenigstens mit einem hervorragenden Ende, das später mit den übrigen Neuborsten weiter vergrößert wird, erhalten. In Figur 12 Taf. XXXI sieht man als ein Beispiel für viele, die ich beobachtet habe, den ersten und zweiten in der Figur oben liegenden Vorsprung mit etwas verdickten Stachelbasen besetzt, welche die direkte Fortsetzung der auf gleichen Strahlen zentran liegenden von der Neukammer umschlossenen Schwebeborsten darstellen; in der Mitte der Neukammer ist noch ein dritter solcher die Kammerwand senkrecht durchsetzender Stachel zu sehen, ohne daß hier die Neukammerblase vorgetrieben ist.

Später, wenn die Wand der Neukammerblase durch Auflagerung der exogenen Substanz dicker und widerstandsfähiger geworden ist (Taf. XXXI Fig. 15), lassen sich normaler-

weise[1]) im eigentlichen Wohnraum der Endkammer nie mehr irgendwelche Borsten oder Borstenreste nachweisen, ein deutliches Zeichen dafür, daß beim weiteren Ausbau der Endkammer früher oder später nun auch die vorher als Stützen stehengebliebenen zentranen Borstenteile von der Sarkode der Endkammer resorbiert worden sind; wir haben es hier also mit einem zweiten intrathalamen Resorptionsakt zu tun.

Die Resorptionsfähigkeit, welche die kammerbauende Sarkode allen, winkelig zu ihrer Oberfläche durch die Neukammerblase hindurchtretenden, Schwebeborsten gegenüber auf ihrer Außenfläche bekundet, ist jedoch zeitlich beschränkt, denn, sobald später das polygonale Kantenrelief auf der Außenfläche aufgetragen wird und die Resorption der Stützenden der Schwebeborsten im Inneren der Neukammer im Gange ist, werden Schwebeborsten, die durch das Dickerwerden der Wände in das Bereich der verdickenden Außenschichten gelangen, nicht mehr resorbiert, sondern von den verdickenden Wandschichten eingeschlossen, und bleiben hier vor dem Zerfall besser geschützt als die gewöhnlichen freistehenden Borsten, so daß man sie gar nicht selten noch bei sonst abgeriebenen Bodenexemplaren oder gar bei fossilen Schalen konstatieren kann (Taf. XXXIII Fig. 24), denen sonst alle Borstenreste abhanden gekommen sind (cf. p. 149, auch p. 109); ihrer Genese entsprechend, zeigen solche in die Wand späterer Kammern eingeschmolzene, Borstenteile von Nachbarkammern stets eine mehr oder weniger ausgesprochen tangentiale Lagerung zur umschließenden Wand, und können daher mit den senkrecht gestellten, der Wand selbst zugehörigen, Borstenstacheln nicht verwechselt werden.

b) Orbulinen. Auch bei Orbulinen habe ich niemals äußere Schwebeborsten gefunden, die nicht senkrecht (radiär) auf der Außenwand aufgesessen hätten. Da nun die jugendliche, noch auf dem *Globigerina*-Stadium befindliche *Orbulina* vor ihrer Einhüllung in die *Orbulina*-Hülle ihre Schwebeborsten, ganz wie jede andere *Globigerina* auch, radiär zu den Wänden ihrer *Globigerina*-Kammern trägt (Taf. XXXVI Fig. 3, 4), und diese Kammern niemals alle konzentrisch zur *Orbulina*-Hülle angeordnet sein können, so geht daraus zwingend hervor, daß auch hier die etwa ursprünglich aus der *Orbulina*-Hülle hervorragenden *Globigerina*-Stachelenden resorbiert werden müssen (soweit nicht einzelne von ihnen zufällig die *Orbulina*-Hülle senkrecht durchsetzen; Taf. XXXVI Fig. 19), und durch neue auf der *Orbulina*-Hülle senkrecht stehende Stacheln ersetzt werden.

Bei dieser extrathalamen Resorption aller die *Orbulina*-Wand »winklig« durchsetzenden *Globigerina*-Borsten verhält sich demnach *Orbulina* zunächst ganz entsprechend wie *Globigerina*; eine Einschränkung dieser beiderseitigen Ähnlichkeit während des ersten extrathalamen Resorptionsaktes ist jedoch darin gegeben, daß die Resorption der externen Stachelenden offenbar erst später, nämlich nach der sekundären Verdickung der *Orbulina*-Wand vor sich zu gehen pflegt.

---

[1]) Eine Ausnahme stellt das Textfigur XXXIV dargestellte und p. 148 bereits besprochene Unikum von *Globigerina triloba* dar; die Stacheln sind hier aber keine sekundär umkammerte Schwebeborsten der vorausgehenden Kammern, sondern sitzen der Innenseite der Endkammer selbst auf, sind also von ihr ausgebildet worden.

Bei sehr weiten Mündungen ragen die Borsten der umliegenden Kammern zwar mehr oder weniger weit in das Gebiet der Mündung hinein (Taf. XXXI Fig. 5. 15; Taf. XXXII Fig, 9, 16, 17; Taf. XXXVIII Fig. 15) in den eigentlichen Wohnraum der Kammer dringen sie aber doch nicht vor.

Ich habe nämlich einige *Orbulina*-Bruchstücke gefunden, bei welchen die schräg auftreffenden Globigerinenstacheln, noch die ganze Wanddicke der *Orbulina*-Hülle durchsetzen und erst auf der Außenfläche derselben durch Resorption glatt weggeschnitten erscheinen (Taf. XXXV Fig. 5).

Der für *Globigerina* konstatierte zweite »intrathalame« Resorptionsakt, bei welchem die internen, anfänglich noch als Stütze, verwendeten Borstenteile weggenommen wurden, fehlt dagegen bei *Orbulina* ganz oder er bleibt wenigstens auf diejenigen Borsten des *Globigerina*-Einschlusses beschränkt, welche von der ventralen *Globigerina*-Seite ausgehend, bei größerer Ausdehnung des *Orbulina*-Hohlraumes die *Orbulina*-Wand nicht erreichen, so trägt der Figur 7 Taf. XXXVI abgebildete *Globigerina*-Einschluß auf seiner Dorsalseite gegen die *Orbulina*-Wand kleine zahlreiche Stacheln, aber keine auf der Ventralseite. Wir können also zusammenfassend sagen, alle Schwebeborsten des *Globigerina*-Einschlusses, welche die *Orbulina*-Wand erreichen, bleiben bis zu ihrer Anheftungsstelle an der *Orbulina*-Hülle dauernd in ihrer ursprünglichen Stärke erhalten, nur die aus der *Orbulina*-Hülle winklig nach außen vorstehenden externen Stachelenden und die, die *Orbulina*-Wand nicht erreichenden, internen Stacheln werden resorbiert.

Die Zweckmäßigkeit dieses Verhaltens liegt auf der Hand; der *Globigerina*-Einschluß, welcher normalerweise nur bei wenigen Spezies, bei anderen Spezies aber nur ausnahmsweise oder gar nicht, mit seiner Wand die *Orbulina*-Hülle direkt berührt, wird mit Hilfe dieser stehenbleibenden internen Stachelborstenteile innerhalb der kugligen *Orbulina*-Hülle fest aufgehängt.

Diese Zweckmäßigkeit des Stehenlassens notwendiger Stützen fällt um so mehr in die Augen, als sich Resorptionen andrer Art sehr wohl auf der Wand des *Globigerina*-Einschlusses abspielen. Die Wände des von der *Orbulina*-Hülle eingeschlossenen *Globigerina*-Einschlusses werden nämlich ihrer sekundären Wandschichten in weitgehendem Grade entkleidet, die Kalkwände werden in einigen Fällen sogar bis auf die innere Pseudochitintapete hinunter resorbiert[1]), so daß die Pseudochitintapete nur noch für sich allein das Kammerwandsystem des *Globigerina*-Einschlusses aufrecht erhält. Der Kalk wird also nur auf den internen Stützstacheln stehen gelassen, während er anderwärts weggenommen wird, offenbar um auf der äußeren *Orbulina*-Hülle, welche den Schutz des Ganzen zu übernehmen und lange Schwimmborsten aufzurichten hat, Verwendung zu finden.

c) H a s t i g e r i n e n: Auch bei dem Genus *Hastigerina* müssen die Neukammeranlagen notwendig das Lanzenwerk des voraufgehenden Umganges umfließen; das weitere Schicksal dieser Lanzen ist alsdann aber bei *Hastigerina digitata,* die ich allein daraufhin untersuchen konnte, ein verschiedenes und sehr merkwürdiges. Bei dem ersten extrathalamen Resorptionsakt werden nämlich die vorstehenden Enden einiger Lanzen glatt wegresorbiert, diejenigen andrer Lanzen aber nicht; und zwar war bei dieser Eventualität an den von mir untersuchten Exemplaren eine eigentümliche Auswahl zu konstatieren: Lanzen, welche die Wand der Neukammer unter einen Winkel von ungefähr 45° oder mehr Grad durchsetzen, waren in der Regel in ihrer ganzen Länge erhalten (Taf. XXXVII, Fig. 14 d. L.); denjenigen Lanzen aber, welche unter

[1]) Bei der großlumigen *Orbulina universa* läßt sich der *Globigerina*-Einschluß leicht aus der Hülle frei präparieren und ohne vorherige Entkalkung mikrotomieren und färben. In Hämatoxylin färben sich die Wände des Einschlusses sehr stark (Taf. XXXVI, Fig. 8 Gl. W.) und sind dabei so dünn (0,4—0,7 μ), daß sie Nichts weiter als die innere Pseudochitintapete vorstellen können.

einem Winkel von weniger als etwa 45° auf die Neukammerwand aufstießen, war ausnahmslos ihr externes vorstehendes Ende glatt wegresorbiert worden (Taf. XXXVII, Fig. 14 a. L.); die Wand der Neukammer lief ohne Narbenbildung über das in voller Breite an die Innenseite der Wand anstoßende Ende solcher an ihrem distalen Ende koupierten Lanzen hin.

Die internen, von der Neukammer eingeschlossenen Lanzenenden bleiben — wahrscheinlich sämtlich, ganz sicher in überwiegender Mehrzahl — zur Stützung der weitausgreifenden Fingerkammern[1]) in ihrer vorherigen Stärke erhalten. Der zweite bei *Globigerina* konstatierte intrathalame Resorptionsakt kommt also hier zugunsten der Ausfestigung der Neukammern ganz (oder fast ganz) in Wegfall.

Die Zweckmäßigkeit der selektiven Resorption solcher Lanzenenden, die unter kleinem Winkel die Neukammerwand schneiden, und der Erhaltung derjenigen Lanzen, die unter größerem Winkel die gleiche Wand durchdringen, beruht hier darauf, daß die Lanzenenden bei gleicher Gesamtlänge der Lanzen um so weiter mit ihren Enden von der Wand der Neukammer abstehen, je mehr sich ihr Schnittwinkel mit der durchdrungenen Wand einem rechten Winkel nähert, und um so weniger, je mehr der Winkel von 90° abweicht. Die am weitesten von der Kammerwand mit ihren Endspitzen abstehenden Lanzen werden nämlich ebensowohl für die Schwimmfähigkeit als für die Abwehrfähigkeit von Feinden — die sie um so weiter von der eigentlichen Schalenwand fernhalten, je mehr sie sich über dieselbe erheben — die wirksamsten sein.

Das Rationelle in den beschriebenen, selektiven Resorptionsvorgängen besteht bei all den für die pelagischen Formen genannten Fällen darin, daß nur die bei der Festigkeit, Schwebfähigkeit und Abwehrfähigkeit des Schalenganzen weniger oder gar nicht wirksamen Schalenteile durch Resorption entfernt werden, offenbar damit sie, wenn ich mich einmal final ausdrücken darf, erstens das Schalengewicht nicht unnötig belasten und zweitens damit das ihnen abgenommene Schalenbaumaterial an wirksamerer Stelle zu neuer Verwendung kommen kann; daß aber gleichzeitig alle in den genannten Beziehungen wirksameren, oder wirksamsten Schalenteile von der Resorption verschont bleiben, ja auf Kosten der resorbierten zwecklos gewordenen weiter gebaut und verstärkt werden. Kurz gesagt, mit einem geringsten Materialaufwand wird hier die größtmögliche Festigkeit, Schwebfähigkeit und Abwehrfähigkeit erreicht.

Dieser Sachverhalt ist in mehrfacher Hinsicht von Interesse.

Erstens zeigt er, daß für das Schalengerüst unserer, den Formwert einer einzigen Zelle repräsentierenden Protozoengruppe schon genau dieselbe innere anpassungsfähige Zweckmäßigkeit maßgebend ist, die auch die vielzelligen Gerüstbildungen der Metazoen beherrschen, denn die Schale wird hier nicht anders behandelt als etwa ein durch Wachstum, Bruch oder sonstige Deformierung in neue Situationen versetzter Knochen, der nach Rouxs allbekannten Darlegungen[2]) die Knochenbälkchen seiner Spongiosa stets so aufstellt und durch geeignete

[1]) Die gegebene Schilderung bezieht sich auf die Endkammern großer Exemplare. Wie es mit den Anfangskammern in dieser Beziehung bestellt ist, weiß ich nicht, da ich die gefundenen Exemplare nicht zerstören mochte, und die Innenwindungen von außen nicht klar übersehen werden können.

[2]) Roux, W.: »Der Kampf der Teile im Organismus«. Leipzig 1881, p. 27.

Resorptions- und erneute Abscheidungsvorgänge den neuen Verhältnissen entsprechend so umrichtet, daß mit dem geringsten Materialaufwand die größtmögliche Festigkeit für die jedesmalige Situation erreicht wird.

Zweitens beweist der dargelegte Sachverhalt, daß die Schalenbildungen einen integrierenden Bestandteil des Foraminiferenkörpers darstellen, der nach neuen Bedürfnissen neu eingestellt werden kann, daß die Schalen also keineswegs bloß als rein passive Schutz- und Verschanzungsexsudate oder Bauten aufgefaßt werden dürfen, wie beispielsweise die Schutzröhren tubikoler Polychaeten solche vorstellen. Das ist aber für die Entscheidung von Wesentlichkeit, daß die von mir analysierte Mechanik der Foraminiferenschale wirklich eine »organismische Mechanik« ist und nicht bloß ein aus dem organismischen Getriebe ausgeschaltetes Abscheidungsprodukt behandelt.

Drittens verdienen die geschilderten, durchaus rationellen Resorptionsvorgänge, deshalb eine besondere Beachtung, weil sie sich durch die früher entwickelten (p. 50—66) bei der Formgebung der Schale aktive Faktoren nicht erklären lassen; sie stellen ein neues Problem dar, das ich zurzeit nicht zu lösen vermag. Derartige Ausnahmen von sonst weithin geltenden Regeln verdienen immer Beachtung, denn sie können zum Ausgangspunkte neuer Erkenntnisse werden.

Die mechanische Erklärung der selektiven Resorptionsvorgänge wird dadurch kompliziert und bis zur derzeitigen Undurchführbarkeit erschwert, daß diese Resorptionen im Inneren der Sarkode vor sich gehen, und die Sarkode die Fähigkeit hat, ihre Natur, d. h. ihre chemisch-physikalische Komposition, und hierdurch ihre Wirkungsmöglichkeiten durch die ihr beiwohnende Reizungsfähigkeit sowie durch temporäre und lokalisierte Verschiebungen im Stoffwechselablauf in zurzeit nicht analysierbarer Weise zu ändern.

Trotzdem scheint es mir auch hier wie bei den Formbildungsvorgängen der Schalen selbst (p. 7) nicht angezeigt. bei diesen Geschehnissen das Eingreifen spezifisch vitaler, spezieller ausgedrückt, auf Zweckmäßigkeit bedachter psychischer oder psychoidischer Faktoren anzunehmen, weil durch solche Annahmen das Problem, ohne seiner Lösung irgendwie genähert zu werden, nur stärker kompliziert[1]) statt vereinfacht würde.

Das Auffallendste bei den geschilderten Resorptionen, nämlich die Wegnahme von Substanzen an bestimmten Orten und ihre Wiederabsetzung an anderen bestimmten Orten findet vielleicht ihr »entferntes« Analogon in den Liesegangschen geschichteten Niederschlagsfiguren, welche durch die Begegnung von verschiedenartigen Salzen innerhalb von gallertigen Kolloiden (z. B. Gelatine) erzeugt werden, und die durch Bechhold (**05** p. 198, 199) eine eingehendere Analyse erfahren haben. Ohne auf diese Möglichkeit einer doch nur sehr entfernten Analogie näher einzugehen, werde erwähnt, daß Bechhold allein zur Erklärung konzentrischer Niederschlagsbildungen im Wechsel mit niederschlagslosen Schichten fünf verschiedene Faktoren heranzieht. Angesichts dieser Komplikation und unserer derzeitigen Unkenntnis darüber, wie sich die Resorptionsvorgänge an den Schalenteilen im speziellen vollziehen, mag vielleicht die mechanische Erklärung der hier behandelten Vorgänge noch lange auf sich warten lassen: sie darum aber für prinzipiell unmöglich zu erklären, läge keinerlei Berechtigung vor.

---

[1]) Die Erklärung des Wegräumens von Substanzen ist unbestreitbarerweise in erster Instanz eine rein mechanische, bzw. chemisch-physikalische Aufgabe; bei der Annahme einer Beihilfe psychischer Faktoren, setzen wir in diese Aufgabe außer den als notwendig erkannten gesuchten mechanischen Faktoren x noch das Psychische als weitere Gruppe von Unbekannten y, und weiter die Art und Weise der Einwirkung dieser psychischen y-Gruppe auf die x-Gruppe, die Faktoren also, welche das Psychische in das mechanisch (chemisch-physikalisch) Wirkungsfähige hinüberleiten, als weitere Unbekanntengruppe z ein. Wir hätten also bei solchem Vorgehen drei Gruppen von Unbekannten statt der ursprünglich einen Gruppe, welche die mechanischen Faktoren umfaßt, in unsere Aufgabe eingeführt und außerdem bei dieser Komplizierung der Aufgabe auch nicht ein Jota zu ihrer Lösung gewonnen, das hieße aber ohne Gewinn einen Verstoß gegen die Sparsamkeitsregel naturwissenschaftlicher Erklärungsversuche (cf. zur Strassen **08**) begehen.

Mündungswand, Septenbildung und Kanalsysteme.

Da die in der Überschrift angezeigten Bauverhältnisse der Schalen von Carpenter, Parker und Jones (**1862**) eine eingehende und von Bütschli (**1880** p. 73—91) eine sehr übersichtlich gefaßte Darstellung gefunden haben, und überdies das Material der Expedition zum weiteren Ausbau unserer diesbezüglichen Kenntnisse keinen weiteren Anlaß bot, so kann hier nur das Notwendigste kategorielle Erwähnung finden.

1. Mündungswand und Septen.

Als »Mündungswand« (= Septal plane, Carpenter) bezeichne ich denjenigen das Wachstumsende der Schale temporär abschließenden Wandteil, der die Mündung enthält und der im Bereich polythalamer Formen bei einer nächstfolgenden Kammerbildung von der Neukammer überlagert und dadurch später zum »Kammerseptum« umgewandelt wird.

Die Mündungswand kann stark reduziert sein oder auch ganz fehlen. Da, wo sie vorhanden ist, geht sie peripher in die übrigen Wandteile der Schale über und ist nur dann von den übrigen Wandteilen der Endkammer schärfer zu unterscheiden, wenn sie in einem durch besonders auffallende Wandkrümmungsverhältnisse markierten Flußflächengebiet liegt, das von ihrer Mündung aus während der Kammerbildung mit Sarkode beschickt werden muß; also z. B. bei *Peneroplis* (Taf. XIII Fig. 10), bei *Archiacina* (Taf. XII Fig. 16); bei *Orbiculina* (Taf. XIII Fig. 9) und den Orbitoliten, wo sie sich, die Mündungsporen tragend, unter annähernd senkrechter Krümmung (mit Absturzwinkeln von ca. 270°) von den beiden Breitflächen der Schalen als periphere Randwand deutlich abhebt; oder wenn sie die Hohlkehle für die künftige Neukammer begrenzen hilft[1]), wie das bei dem polythalamen Spiraltypus bei dem Textularidentypus und Acervulinentypus Regel ist; die Mündung liegt hierbei fast immer an der Basisnaht der Mündungswand, da, wo sich dieselbe der Wand einer früheren Kammer aufsetzt.

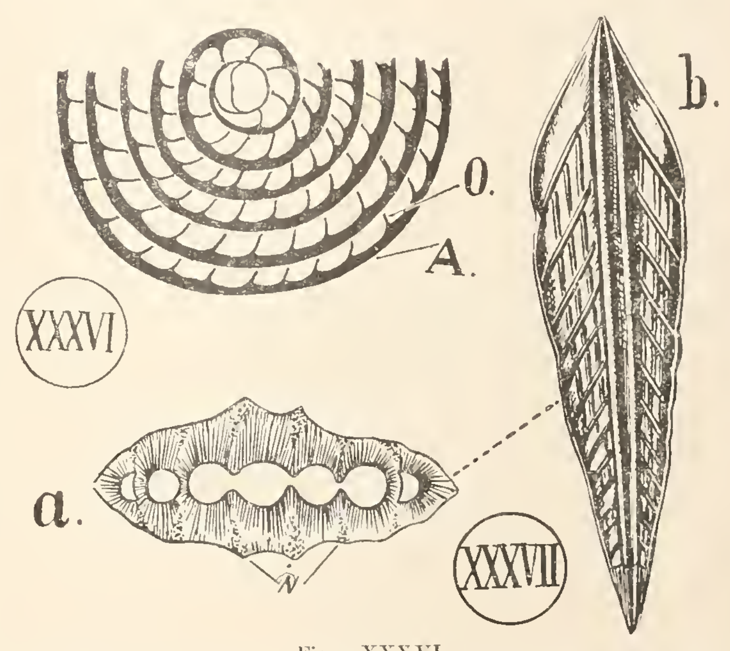
Drängt sich die Mündung dagegen kegelförmig vor oder wird sie gar auf einen mehr oder weniger flaschenhalsähnlichen Vorsprung einer sonst nicht röhrenförmigen Schalenwand verlagert, wie das bei dem nodosaroiden Schalentypus so häufig vorkommt, aber nicht auf ihn beschränkt ist (Taf. XVI Fig. 14; Taf. XXV Fig. 11), dann geht die Mündungswand ohne scharfe

---

[1]) Taf. XIV Fig. 19; Taf. XVI Fig. 3; Taf. XVII Fig. 23; Taf. XVIII Fig. 6, 9; Taf. XXIV Fig. 15b; Taf. XXV Fig. 10b, 14c; Taf. XXVI Fig. 23; Taf. XXVII Fig. 2; Taf. XXVIII Fig. 4; Taf. XXIX Fig. 1c; Taf. XXX Fig. 7 usf.

Grenze in die übrigen hinterwärts und peripher gelegenen Wandteile über und ihre ungefähre Ausdehnung kann dann nur nach der Ausdehnung der Septen in den früheren Kammern abgeschätzt werden [1]).

Gleichgültig, ob nun die Mündungswand von vornherein in genannter Weise scharf begrenzt ist oder nicht, sie erhält nach der auf ihrer Flußfläche sich abspielenden Neukammerbildung, als »Septum« jedesmal eine scharfe Umgrenzung durch die ihr sich aufsetzenden Wandteile der Neukammer. Als Septum scheidet sie dann die neuangelegte Endkammer von ihrer eigenen Kammer, der sie als Mündungswand zugehört hat; und zwar gilt auch für vorausgehende Septen die gleiche Provenienz, sie haben der Reihe nach alle einmal die Rolle der Mündungswand versehen, und stellen als ursprüngliche Mündungswände jedesmal einen Wandbestandteil der vorausgehenden älteren Hinterkammer [2]) dar — nicht also der folgenden nach dem Wachstumsende zu gelegenen anliegenden jüngeren Vorderkammer —. Für den Fall, daß nun die, die aufeinanderfolgende Kammern trennenden, zu Septen gewordenen Mündungswände ohne weitere Beihilfe die Aufgabe der Septen versehen, wollen wir die Septen als 1. »O r a l s e p t e n« bezeichnen, um damit ihre schlichte Herkunft aus einfachen Mündungswänden anzudeuten. Sie können auch bei perforaten Formen porenlos sein, wenn die Mündungswand porenlos war (p. 65) oder wie die andern Wandteile Poren tragen; immer enthalten sie außerdem die Kammermündung.



Figur XXXVI.
Nummulina uroniensis Heim, aus dem alpinen Eocaen (Sisikou). Medianer Dünnschliff; Dickenunterschied der Oralsepten (*O*) und der Außenwände (*A*); Vergr.: 10 : 1; nach Heim (**08** p. 231).

Figur XXXVII.
Frondicularia fritschi Perner, aus dem böhmischen Cenoman. *a* = Querschliff; die mittleren Septen sind durch Resorption entfernt; bei *i* die imperforierte Substanz der Rippen; *b* = Totalansicht; Größe: 2—3 mm; nach Perner **92** t. 7 f. 1.

Für diese Oralsepten kann als gemeinsames Merkmal angegeben werden, daß sie stets einfach sind; also keine Doppelschichtung wie andere später zu erwähnende Septen erkennen lassen, und daß sie außerdem noch bei perforaten Formen [3]) wenigstens fast durchweg den Außenwandteilen gegenüber (Taf. XXX Fig. 16; Taf. XXXI Fig. 9; Textfig. XXXVI) durch ihre Dünnheit auffallen. Beide

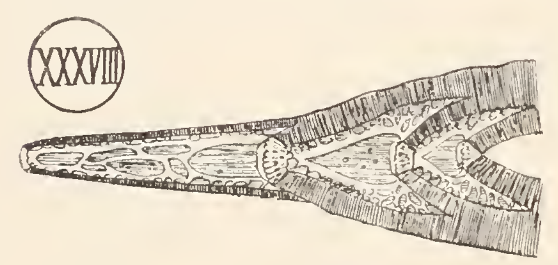
[1]) Taf. XIV Fig. 12, 14—16; Taf. XVI Fig. 14; Taf. XX Fig. 2, 5; Taf. XXI—XXII; Taf. XXIII Fig. 30; Taf. XXV Fig. 11.

[2]) Die Ausdrücke »Vorderkammer« und »Hinterkammer« für die seriale Aufeinanderfolge der Kammern in analogem Sinne gebraucht, wie etwa »Vordermann« und »Hintermann« bei einer Reihe marschierender Soldaten.

[3]) Bei der imperforaten *Peneroplis* jedoch übernimmt die Reihe aufeinanderfolgender Fußbodenplattenbildungen (Taf. XII Fig. 10, 12 Fbpl) die haupsächlichste Ausfestigung der Schale, während die peripheren Wände einer besonderen Verdickung entbehren. Das erkärt sich aus den p. 116 erörterten Verhältnissen.

Eigenschaften sind auf den Umstand zurückzuführen, daß die von der Vorderkammer überdeckten Oralsepten nach ihrem Abschluß von der Außenwelt nicht weiter wie die übrigen, nach wie vor an die Außenwelt anstoßenden, Wandteile durch Auflagerung exogener sekundärer Schalensubstanz verstärkt werden (cf. p. 116 Taf. XXXI Fig. 16); in manchen Fällen werden sogar die Oralsepten oder Teile derselben durch Resorption nachträglich entfernt[1]) (p. 160 und Textfig. XXXVII); die Außenwände übernehmen in solchen Fällen die Ausfestigung der Schalen fast ganz allein.

Während die auf den verschiedenen Wachstumsstadien das Wachstumsende der Schalen abschließenden Mündungswände bei gleichmäßiger Schalenausbildung geometrisch ähnliche Gestalt besitzen, und darum auch die Septen einander ähnliche Figuren vorführen, kann sich ihre Gestalt bei ungleichmäßiger Schalenentwicklung nicht unerheblich ändern. Das braucht als selbstverständlich für biforme oder triforme Schalen nicht weiter ausgeführt zu werden, ist aber auch für solche Schalen zu beachten, die bei spiraler, meist nautiloider Aufrollung, die Weite ihrer Spirale durch mehr oder weniger schroffe Erhöhung ihrer Endkammern plötzlich erweitern und dabei ihre reitenden Kammerflügel mehr und mehr von den vorausgehenden Spiralumgängen zurückziehen, wie dies in Textfigur XXXVIII zu ersehen ist. Soll also die Gestalt der Mündungswand in einer Speziesdiagnose Verwendung finden, so ist auf derartige veränderliche Verhältnisse zu achten.



Figur XXXVIII.
Querschnitt durch die drei letzten Umgänge einer *Operculina*, zeigt den Wechsel der Gestalt der Mündungswand und der Oralsepten mit ansteigender Kammerhöhe. Nach Carpenter, Parker und Jones (**62** p. 58 f. 10); Vergrößerung nicht angegeben.

Im Unterschied zu den Oralsepten stehen die allerdings auf wenige Formen beschränkte Septen, die nicht von der vorderen Mündungswand der Hinterkammer, sondern von der hinteren Funduswand der Vorderkammer gebildet werden; wir wollen sie mit dem Namen »Fundalsepten« belegen.

Solche Fundalsepten werden dort gebildet, wo eine eigentliche Mündungswand, die zur Septenbildung benutzt werden könnte, fehlt, d. h. bei röhrenförmiger Kammerform mit einfacher Mündung am Röhrenende; dabei wird das Fundalseptum um so deutlicher entwickelt, je stärker sich das Fundusende der Vorderkammer aufbläht, ohne dabei über die Hinterkammer zurückzufließen.

Derartige Fundalsepten kommen bei Milioliden und unter gewissen Umständen auch bei Nodosarien vor.

Bei den Milioliden sind sie bei dem Genus *Nodobacularia* (Taf. IX Fig. 12, 13, 16), bei *Ophthalmidium* (Taf. IX Fig. 17, 18), bei *Spiroloculina*, bei *Vertebralina* und bei denjenigen Spezies anderer Genera entwickelt, die sich durch besonders schmale, röhrenförmige Kammern auszeichnen, z. B. bei *Biloculina elongata* (Taf. X Fig. 11) oder *Miliolina cuneata* (Taf. XI Fig. 7) u. dgl.

[1]) Cf. auch Bütschli **80** p. 64, 65.

Bei den Nodosarien werden Fundalsepten nur dann zur Ausbildung gebracht, wenn die Endkammern bei ihrer Anlage auf dem vorgestreckten Mündungshalse halt machen, und nicht bis zum aufgeblähten Teil der Hinterkammer zurückfließen, wie dies in Textfigur XV b p. 70 an der letzten Kammer zu sehen ist. Das Fundalseptum wird bei solcher Sachlage gleichzeitig mit der übrigen Wand der Kammer, deren Fundus es darstellt, sekundär exogen verdickt; während bei den vorhergenannten röhrenkammerigen Milioliden mit dem Ausfall eines sekundären Dickenwachstums der Schalenwand (cf. p. 116) eine solche nachträgliche Verdickung des Fundalseptums unterbleibt.

Die Fundalsepten sind daher im Gegensatz zu den Oralsepten von gleicher Dicke und Komposition wie die übrige Schalenwand, indem sie sich gleichzeitig mit der letzteren verdicken, wie bei den genannten Endkammern der Nodosarien oder mit ihr unverdickt bleiben, wie bei den namhaft gemachten Miliolinen.

Bei den involuten Miliolinen mit verbreiterten Kammerformen entsteht eine dritte Form von Septen, die als 3. »kombinierte Septen« bezeichnet werden können, da ihr centrader Anteil aus der Mündungswand der Hinterkammer, ihr peripherader Anteil aber aus dem Fundusteil der Vorderkammer entstanden ist, wie aus Textfigur XXXIX für das Genus *Biloculina*[1]) ohne weiteres entnommen werden kann.

Durch die Verbreiterung der Kammerform sind bei diesen Milioliden (im Gegensatz zu den früher behandelten Milioliden mit schmalen röhrenförmigen Kammern und weiter Mündung) Wandteile neben die Mündung in die gleiche Ebene mit ihr seitlich eingerückt, die später von der Neukammeranlage überdeckt werden und darum als »Mündungswand« nach unserer Definition zu bezeichnen sind. Durch die Involution, welche zu einem Herumfließen um die früheren Kammern führt, erhalten die Mündungswände eine ringförmige Gestalt, wie dies Taf. X Fig. 12 und 16 zu sehen ist, wo die ringförmige Mündungswand[2]) die Peripherie der Figuren umrahmt.

XXXIX

M F S

Figur XXXIX.
Idealer Längsschnitt durch eine *Biloculina depressa* d'Orb; das kombinierte Septum (*S*) besteht aus der Müdungswand (*M*) der Hinterkammer und dem Fundusteil (*F*) der Vorderkammer. In Anlehnung an Schlumberger (91 f. 1); Vergr.: 28 : 1.

Diese kombinierten Septen der Miliolinen werden aus denselben Gründen normaliter ebensowenig sekundär verdickt wie die Fundalsepten anderer ihrer Gattungsangehörigen; zu betonen ist für sie ferner, daß der orale und fundale Bestandteil des Septums hier nebeneinander, nicht auf der gleichen Stelle aufeinander, wie beim folgenden Septentypus liegen.

Der Typus der 4. »Doppelsepten« ist dadurch gekennzeichnet, daß sich hier der fundale Teil der Vorderkammer über die Mündungswand der Hinterkammer hinüberlegt, und mit ihr gemeinsam das »Septum« bildet, das infolgedessen in seiner ganzen Erstreckung aus zwei meist sehr deutlich voneinander unterscheidbaren Wandschichten besteht. Dieses Verhalten

[1]) Ähnliche, wenn schon modifizierte Mündungswand und Septenverhältnisse gelten außer für *Biloculina* auch für die übrigen involuten Miliolinen mit verbreiterten Kammern, ohne daß es praktische Bedeutung hätte, diesen Modifikationen weiter nachzugehen.

[2]) Am aboralen Pole geht die ringförmige Mündungswand in die Funduswand über.

kommt offenbar dadurch zustande, daß die zur Neukammerbildung aus der Mündung hervorquellende Sarkode bereits während des Hervorquellens, die auf ihrer Oberfläche ausgebreitete Schalenwandsubstanz zur Erstarrung bringt[1]), so daß die Schalenwandsubstanz bei ihrer Berührung mit der (sonst als Flußfläche dienenden) Mündungswand der Hinterkammer sich auf dieser mit ihren Randwinkeln nicht festheften kann, sondern in breiter Fläche gegen dieselbe angedrückt wird.

In unserem Falle ist es an sich gleichgültig, ob die Schalensubstanz ein erstarrtes (gelatiniertes) ursprünglich flüssiges Exsudat des Weichkörpers vorstellt, oder ob sie etwa als ein nicht flüssiges Umwandlungsprodukt der Oberflächenschichten des Weichkörpers entsteht; wichtig für die Doppelseptenbildung ist nur, daß die Schalenwandsubstanz nicht mehr flüssig ist, wenn sie die Mündungswand der Hinterkammer berührt.

2. Kanalsysteme.

Die besondere Art der Kammerbildung mit bereits gelatinierter, nicht mehr flüssiger, Oberflächenschicht hat außer der Doppelschichtigkeit der Septen noch zwei Eigentümlichkeiten zur Folge, von denen die eine, nämlich der Ausfall der Randwinkelbildung am Kammeransatz (Taf. XXVIII Fig. 6) bereits früher p. 58 Erwähnung fand — Randwinkel werden eben nur von einer flüssigen Substanz gegen eine feste Wand hin gebildet —, während die zweite darin besteht, daß sich die gallertige Neukammerblase nicht der Mündungswand der Hinterkammer so dicht anschmiegen kann, als dies in anderen Fällen die flüssige kammerbauende Sarkode vor der Erstarrung der Wandsubstanz tut. Es bleiben vielmehr zwischen der Mündungswand der Hinterkammer und dem ihr aufgepreßten gallertigen Fundalteil der Neukammerblase Lücken- und Hohlraumsysteme bestehen, die nach Fertigbildung der Septen in der Literatur als Kanäle oder Kanalsysteme bezeichnet werden, von denen jedoch schon die Hauptuntersucher solcher Kanäle Carpenter, Parker und Jones hervorheben, daß es sich nicht um eigentliche Kanäle, sondern um Lücken- und Hohlraumsysteme handelt, die durch unvollkommene Adhäsion der beiden aufeinandergelagerten Wandsysteme entstanden sind[2]). Wir wollen dieses Hohlraumsystem, um Verwechslungen mit einem anderen gleichzunennenden Kanalsystem zu vermeiden, als »Interseptallückensystem« bezeichnen.

1. Interseptallückensystem.

Die Entstehung des Interseptallückensystems würde, um einen konkreten Fall zu nennen, für die relativ einfachen Verhältnisse der *Rotalia beccarii*, folgendermaßen anzunehmen sein:

Die Form der Kammern ist bei *Rotalia beccarii*, wie der Taf. XXVIII Fig. 5b abgebildete, geglühte und entkalkte Schlickausguß einer Kammer deutlich erkennen läßt, im wesentlichen eine keilförmige, bei welcher die Keilrücken auf der evoluten Dorsalseite (Taf. XXVIII Fig. 4) der Schale liegt, während die Keilspitze nach der involventen Ventralseite zugekehrt ist. An

[1]) Auch bei den Amoeben kommen bereits neben Formen mit flüssiger Oberfläche solche mit gelatinierter Oberflächenschicht vor (cf. Rhumbler **05**a p. 30).

[2]) Carpenter, Parker und Jones (**62** p. 50) »The passages which make up this »system« are not true *vessels*, but are mere *sinuses*, left in some cases by the incomplete adhesion of the two contiguous walls which seperate the adjacent chambers«.

seiner ventralen Spitze trägt außerdem jeder Kammerkeil einen ventralen Blindsak (Taf. XXVIII Fig. 5a, 6, v. B.).

Denkt man sich nun einen neuen Kammerkeil von dieser Gestalt während der Neukammerbildung aus der Endkammer hervortreten, so wird dessen in Gelatinierung begriffene, kontraktiv und zur Keilform anomogen gespannte Oberflächenschicht sich zwar mit ihrer verbreiterten Keilrückenseite gegen die homolog verbreiterte dorsale Keilrückenseite der Hinterkammer anpressen, so daß es hier auf der Dorsalseite zu einer Verlötung der neuen mit der alten Wandfläche kommt (Taf. XXVIII Fig. 1); nach der Ventralseite hin aber hindert die Zuspitzung der Keile im Verein mit den, einer intimeren Vereinigung im Wege stehenden, ventralen Blindsäcken (Taf. XXVIII Fig. 2) die dichte Anlagerung der Neukammerblasenwand an den entsprechenden Keilspitzenteil der Hinterkammer. Auf der Ventralseite bleibt demnach ein Spaltraumsystem offen, das sich von der Nabelhöhle aus zwischen den beiderseitigen Wänden der Septen mehr oder weniger weit nach der Dorsalseite hin erstreckt. Dieses Spaltraumsystem ist unser Interseptallückensystem, in das man von der Ventralseite aus (Taf. XXVIII Fig. 2, 3) bei größeren Exemplaren hineinsehen kann und das außerdem in dem gebrannten und entkalkten Schlickausguß Fig. 5a Taf. XXVIII seinen Verlauf in effigie vorführt; N ist der Teil des Ausgusses, welcher den Nabelspalträumen entspricht, S sind die Anteile der Septalspalträume, deren Haken von Außen zwischen die ventralen Blindsäcke hineingriffen.

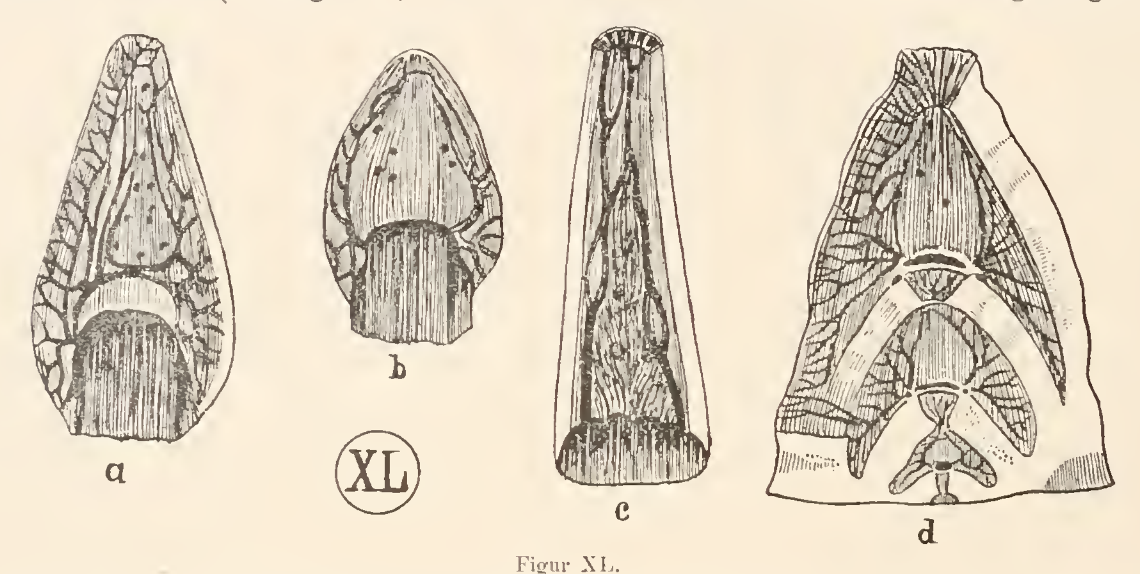
Bei dem Exemplar Fig. 3 Taf. XXVIII hat sich zwar sekundäre exogene Schalensubstanz an den Rändern und im Zentrum des Spaltensystems in Knopfformen abgesetzt, eine nachträgliche Verlötung der Wände ist aber trotzdem nicht eingetreten.

Derartige Interseptallückensysteme können bei anderen Formen eine erheblich größere Komplikation annehmen; ich glaube aber nicht, daß durch solche Komplikationen etwas erhebliches an der angegebenen Mechanik geändert wird, die im wesentlichen darin besteht, daß irgendwelche Hindernisse die Aufeinanderlagerung der beiderseitigen Septenlamellen lokal unmöglich machen. Diese Hindernisse brauchen nicht immer durch die Gestalt der Neukammerblase selbst bewirkt zu werden, wie bei *Rotalia*, sie könnten beispielsweise auch in der Ornamentik der Mündungswand der Hinterkammer gelegen sein, wenn sich hier etwa Riefen und Furchen finden, in welche die kontraktiv gespannte Gallerthaut der Neukammer nicht hineingepreßt werden kann, weil sie hierzu eines ungeheueren Aufquellungsdruckes[1]) bedürfte, den die Sarkode nicht zu leisten vermag; schließlich müßten auch auf der Mündungswand der Hinterkammer liegen gebliebene Pseudopodienstränge oder irgendwelche Sarkodeteile anderer Art als Vereinigungshindernis der beiderseitigen Wände den gleichen Effekt erzielen, ja sogar zwischen der Haut und der Altkammerwand abgeklemmtes Meerwasser[2]) würde vollständig ausreichen, unter Umständen mehr oder weniger kompliziert gestaltete Interseptallückensysteme rein mechanisch zu erklären. Kurz gesagt, irgendwelche flüssige Substanzen könnten nach Maßgabe

[1]) Je enger die Riefen und Furchen wären, desto stärker müßte der zu ihrer Ausfüllung erforderliche Aufquellungsdruck angenommen werden.

[2]) Die Behauptung, daß das Kanalsystem Meerwasser enthalte, ist schon einmal aufgestellt worden (? Rh.); doch ist mir die Literaturstelle entfallen.

der Anomogenitäten der aufeinander drückenden Grenzflächen zu komplizierten Dendritenformen auseinandergepreßt werden und dadurch Lückensysteme erzeugen, wie sie, nicht immer in gleicher Anordnung, sondern mannigfachen Variationen unterworfen, sich beispielsweise in den Septen der *Operculina* finden (Textfig. XL); man ist also nicht etwa auf die Lagerung bestimmt



Figur XL.
Dendritisch verzweigte, mannigfach variierende Interseptallückensysteme in den Septen von *Operculina*; nach Carpenter, Parker und Jones (**62** p. 258); Vergrößerung nicht angegeben.

liegender Pseudopodienstränge zu ihrer Erklärung angewiesen; so wahrscheinlich eine solche auch sein mag.

Doppelsepten mit Interseptallückensystem kommen außer bei *Rotalia* und *Operculina* auch bei den Genera *Carpenteria*, *Bradyina*, *Nummulites*, zuweilen auch bei *Nonionina* vor.

2. Extraseptales Lückenkanalsystem.

Selbstredend werden auf Grund der angedeuteten Mechanik nicht bloß innerhalb der eigentlichen Kammersepten derartige Lückenkanäle entstehen, sondern dieselben werden sich überall da einstellen, wo auch anderwärts nicht mehr flüssige Bestandteile der Neukammerblase bei ihrer Anschmiegung an ältere Schalenteile auf Hindernisse oder für sie unüberbrückbare Riefen oder Furchensysteme gestoßen sind. Bei der Textfigur XLI abgebildeten *Polystomella* treiben z. B. die Kammerhohlräume seitliche plumpere Vorsackungen (*V*) an den Seitenflächen der Schale und über die Septen hinübergreifende paramedian gerichtete schlankere Fortsätze als sogenannte Septalstege (*St*)[1]) in größerer Anzahl hervor, die zwischen ihren stark gekrümmten Oberflächen und den anliegenden älteren Schalenteilen ein Furchenwerk erzeugen, das während der Kammerbildung des nächsten Umganges von der bereits erstarrten Neukammerblasenwand[2])

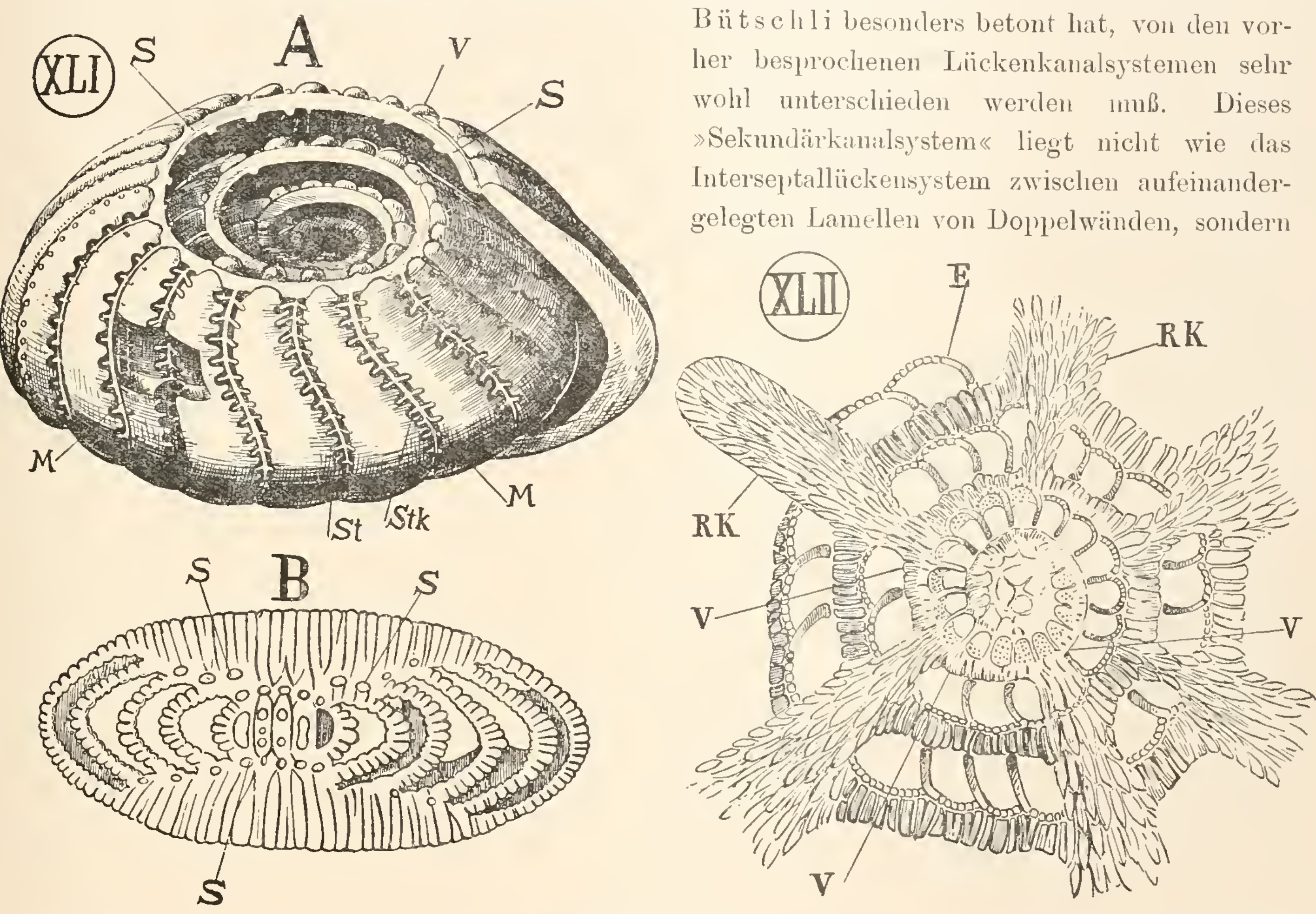
[1]) Vergleiche auch Taf. XXXIX Fig. 25, 26, *St*.

[2]) Möglicherweise werden bei *Polystomella*, die einfache Septen zu haben scheint, die Kammern erst mit flüssiger Blase angelegt, die dann aber gelatiniert, und dann erst nach der Gelatinierung die überdeckenden Schalenteile hervortreibt. M. Schultze (**54** p. 30) beobachtete nämlich, daß die taschen- und röhrenförmigen Aussackungen der Kammerhöhle erst nachträglich gebildet werden.

nicht ausgegossen werden kann, sondern überbrückt wird und darum als entsprechendes »extraseptales Lückenkanalsystem« stehen bleibt, dessen Einzelteile in der Erklärung der Figur XLI genannt sind.

3. Kanalsystembildungen in der Sekundärsubstanz der Schalenwand (Sekundärkanalsystem).

Bei *Calcarina* (Carpenter, Parker und Jones **62** p. 221 und Bütschli **80** p. 76) findet sich in der verdickten Schalenwand ein meist sehr unregelmäßiges Kanalsystem, das, wie Bütschli besonders betont hat, von den vorher besprochenen Lückenkanalsystemen sehr wohl unterschieden werden muß. Dieses »Sekundärkanalsystem« liegt nicht wie das Interseptallückensystem zwischen aufeinandergelegten Lamellen von Doppelwänden, sondern



Figur XLI.
Ausguß des Hohlraumsystems (= Steinkern) von *Polystomella craticulata* (F. et M.); V = seitliche Vorsackungen der Kammerhohlräume; S = Spiralkanal; M = Meridionalkanäle; St = blindsackförmige Septalstege; Stk = seitliche Abzweigungen der Meridionalkanäle, welche zwischen den Septalstegen verlaufen; A = Totalansicht; B = Querschliff; Vergr.: A = ca. 25 : 1; B = 20 : 1. Nach Carpenter, Parker und Jones (**62** t. 16 f. 9); unwesentlich verändert.

Figur XLII.
Schliff durch *Calcarina*; E = Endkammern mit noch unverdickten Wänden; v = sekundär verdickte Schalenwände der inneren Kammerlagen, von denen aus die Randkeulen (*Rk*) mit ihren Kanalsystemen abstrahlen. Nach Carpenter, Parker und Jones (**62** t. 14 f. 4); Vergr.: ca. 30 : 1.

durchzieht in mehr oder weniger ungeordneter Weise die sekundäre exogene Schalensubstanz, die sich bei *Calcarina* namentlich in der Nabelgegend und vor allem auf peripher überragenden keulenförmigen Randdornen ungemein mächtig entwickelt zeigt (Textfig. XLII). Diese Kanäle

sind offenbar nichts anderes als die mehr oder weniger willkürlich gelagerten Bahnen von Pseudopodien, welche die mächtigen Kalkmassen der sekundären Schalensubstanz in ihrer Umgebung zur Abscheidung gebracht haben. Die beigegebene Textfigur wird dies ohne weiteres nahelegen.

Da die Willkür der gewöhnlichen Pseudopodienbildung bis jetzt einer genaueren mechanischen Analyse noch nicht unterworfen werden konnte, ist auch für diese Bildungen eine genauere Ausarbeitung der Mechanik zurzeit nicht möglich.

Ein gewisses Analogon zu der hier vorliegenden mächtigen Abscheidung von Sekundärsubstanz ist in dem Verhalten der älteren Schale von *Rotalia beccarii* gegeben, bei der sich beträchtliche exogene sekundäre Kalkmassen — unter Umständen auch mit lückigen Hohlraumbildungen — in der Nabelgegend und auf der Außenmündung der Septalschlitze anlegen (Taf. XXVIII Fig. 3). Denkt man sich diese Exogenitäten weiterentwickelt, so könnte daraus leicht ein additives Sekundärkanalsystem entstehen; ich halte es daher nicht für ausgeschlossen, daß sich bei einzelnen Formen beide ihrer Genese nach durchaus verschiedene Arten von Lücken und Kanalsystemen nebeneinander finden können; so z. B. bei *Tinoporus baculatus* Montf. (cf. Carpenter, Parker und Jones **62** t. 15 f. 12) und bei *Operculina* (ibidem t. 17 f. 4).

Auch im übrigen stehen die geschilderten Wand- und Kanalverhältnisse nicht in schroffer systematischer Isoliertheit da; bei *Nonionina,* wohl auch bei den primitiveren Spezies des Genus *Polystomella,* ist die Ausbildung von Doppelsepten bzw. Interseptallückensystemen noch keineswegs ein ausnahmloses Gesetz; es kommen vielmehr Ausnahmen vor, die sich leicht dadurch verstehen lassen, daß die Gelatinierung der Kolloide (cf. Pseudochitinkalkmasse) kein abrupter, sondern ein gradueller, d. h. allmählich vom festen zum flüssigen Zustand überführender Vorgang ist[1]), so daß alle Übergänge im Flüssigkeits- und Festigkeitsgrad denkbar sind, und die Oberflächenschicht der kammerbauenden Sarkode in manchen Fällen noch im flüssigen, in anderen dagegen bereits im festen Zustand mit der Mündungswand der Hinterkammer in Berührung kommen kann; und nur im letzten Falle werden Doppelsepten mit Interseptallücken gebildet. Eine Form kann partiell oder total von einer einfachen Septenbildung zur Bildung von Doppelsepten dadurch geführt werden, daß bei ihr die Schalenmasse frühzeitiger zu erstarren beginnt.

Die Doppelseptenbildung wird schon, wie nach dem eben Gesagten aus einer frühzeitigen Erstarrung der Wandmasse zu begreifen ist, in einigen Fällen bei sandschaligen Trochamminiden angetroffen, z. B. bei *Entzia* (Daday **84** p. 467) oder bei *Trochammina separans* nov. (Taf. XXV Fig. 4a, 4b), welche letztere gleichzeitig auch die Folgen des frühzeitigen Festwerdens der Kittmasse im deutlichen Ausfall einer Randwickelbildung erkennen läßt (cf. p. 58). Zu einer Kanalbildung kommt es aber nur bei perforaten Kalkschalern.

[1]) Cf. Wo. Ostwald **09** p. 337, 338.

Die Größenprogression der Kammern und die mathematische Konstruierbarkeit der Kammer- und Schalenform.

Beim Überblicken größerer Reihen von Foraminiferenschalen läßt sich leicht erkennen, daß außer der Gleichmäßigkeit der Kammerform, die ja durch das Gleichbleiben homologer Randwinkel und die Ähnlichkeit der bei der jedesmaligen Kammerbildung benutzten Flußfläche ihre genügende Erklärung findet, auch die Zunahme der Größe aufeinanderfolgender Kammern nach dem Wachstumsende hin eine auffallend regelmäßige zu sein pflegt; es soll darum jetzt erörtert werden, ob sich für diese Größenzunahme, die ich als Größenprogression der Kammern bezeichnen will[1]), ein genauerer Ausdruck und eine genügende mechanische Erklärung finden läßt.

Van Iterson (**07** p. 318) hat bereits hervorgehoben, daß sich die erstaunliche Regelmäßigkeit des Kammerbaues vieler polythalamen Formen nur dadurch auf Grund der von mir analysierten Faktoren verstehen läßt, wenn in solchen Fällen auch die Quantität der zum Kammerbau vorfließenden Sarkode bei dem jedesmaligen Kammerbau einen ganz bestimmten Wert besitzt. Für die Regelmäßigkeit der Kammeranordnung vieler spiral gewundenen Formen hat bereits v. Möller (**78** p. 31) — dem es aber nicht glückte, »diese Regelmäßigkeiten mit anderweitigen Organisations- und Wachstumsverhältnissen in Beziehung zu setzen und eventuell hierdurch zu einer Erklärung derselben zu gelangen« (Bütschli **80** p. 42) — die mathematische Charakteristik gefunden; diese Spiralformen sind, um weiter mit Bütschli zu reden, »fast durchaus nach der sogen. zyklozentrischen Conchospirale Naumanns gewunden, d. h. einer Conchospirale, deren Mittelpunkt sich gewissermaßen zu einem Kreis erweitert hat. Letzteres hängt damit zusammen, daß bei diesen gekammerten Formen stets eine im Medianschnitt nahezu kreisförmige Zentral- oder Embryonalkammer sich findet, auf welche erst die spiralige Einrollung der Schalenwände folgt. Der Charakter der sogen. Conchospirale ist dadurch bestimmt, daß bei ihr nur die sich entsprechenden Windungsabstände (also die auf einem Radius liegenden) in geometrischer Progression zunehmen, während bei der logarithmischen Spirale (die nur einen besonderen Fall der Conchospirale darstellt) auch die Durchmesser und Halbmesser in geometrischer Progression wachsen. Aber auch der Spezialfall der logarithmischen Spirale wird nach den Untersuchungen Möllers von einem Teil der gekammerten Formen repräsentiert«[2]); z. B. auch von *Peneroplis* nach Winter (**07** p. 26).

---

[1]) Cf. oben p. 76, 77.

[2]) »Zur Bestimmung der Gleichung einer gewissen zyklozentrischen Conchospirale ist erforderlich die Kenntnis des Radius desjenigen Kreises, auf dessen Peripherie der Anfangspunkt der Spirale liegt. Dieser sogen. Archiradius (α) ist also nach dem oben Bemerkten gleich dem Halbmesser der Zentralkammer. Ferner wird noch erfordert der sogen. Parameter (a), die absolute Höhe der ersten Windung an ihrem Endpunkt und schließlich der sogen. Windungsquotient (p),

Wie nun diese geometrische Progression in den Kammern bzw. Spiralumgangsdimensionen zustande kommt, kann an Hand der von van Iterson (07 p. 318) gegebenen Ausführung gezeigt werden. Vorausgesetzt, »daß die ganze Quantität der in den älteren Kammern vorhandenen Sarkode für die Bildung der neuen Kammer benutzt wird[1]), so muß der Inhalt dieser Kammer dem Quantum vorhandener Sarkode proportional sein. Ist dann der Inhalt der Embryonalkammer J_0, derjenige der ersten Kammer $J_1 = q\,J_0$, so wird der Inhalt der zweiten Kammer gegeben durch $J_2 = q\,(J_0 + q\,J_0) = q\,J_0\,(1 + q)$, der dritten durch $J_3 = q\,J_0\,(1 + 2\,q + q^2) = q\,J_0\,(1 + q)^2$, der vierten durch $J_4 = q\,J_0\,(1 + q)^3$ usw., also der n^{ten} durch $J_n = q\,J_0\,(1 + q)^{n-1}$. Hieraus folgt, daß in diesem Fall der Inhalt zweier aufeinander folgender Kammern das konstante Verhältnis $(1 + q)$ zeigen muß«. — »Weil nun aus der Konstanz der Ansatzwinkel . . . folgt, daß die einzelnen Kammern annähernd als ähnliche Figuren betrachtet werden können, so müssen, wenn unsere Voraussetzung richtig ist [ganz wie die Inhalte selbst auch Rh.], übereinstimmende Abstände in den aufeinander folgenden Kammern ein konstantes Verhältnis aufweisen. Wenn man nun diese Folgerung an den Schalen prüft, so stellt sich heraus, daß sie bei Schalen mit uniformer Kammeranordnung in sehr roher Annäherung richtig ist, obwohl ziemlich bedeutende Abweichungen nicht selten sind. Man bedenke aber, daß die Ähnlichkeit der Kammern sicherlich nicht genau verwirklicht ist und daß man also schon zufrieden sein muß, wenn das Verhältnis nicht allzusehr variiert.«

Van Iterson gibt zum Belege für die annähernde Konstanz des Verhältnisses entsprechender Dimensionen (siehe 4. Säule) folgende, in der zweiten Säule stehende Messungen, die er an einer Schlumbergerschen Figur von *Triloculina rotunda* d'Orb vorgenommen hat, und die ich gleichzeitig durch die für die Kurvenkonstruktion maßgebenden Werte komplettiere.

1. Nr. der Kammer = Werte von x	2. Kammerbreiten in μ (n. Iterson)	3. Kammerbreiten in mm der Ordinaten; 1 mm = 3 μ	4. Breitenverhältnis $\frac{n\text{te Kammer}}{(n+1)\text{te Kammer}}$ (n. Iterson)	5. Breitenverhältnis (q) $\frac{(n+1)\text{te Kammer}}{n\text{te Kammer}}$	6. Verhältniswert der Ordinaten $y = q^x = 1{,}33^x$	7. Werte in mm der Ordinaten $= \frac{11{,}3}{1{,}77}\,y$ mm $= 6{,}4\,y$ mm [2])
2.	34	11,3	—	1,32	$y_2 = 1{,}77$	11,3 (= 6,4 · 1,77)
3.	45	15	0,76	1,36	$y_3 = 2{,}35$	15 (= 6,4 · 2,35)
4.	61	20,3	0,74	1,38	$y_4 = 3{,}13$	20 (= 6,4 · 3,13)
5.	84	28	0,73	1,36	$y_5 = 4{,}16$	26,6 und so fort
6.	114	38	0,74	1,25	$y_6 = 5{,}53$	35,4
7.	142	47,3	0,80	1,28	$y_7 = 7{,}35$	47
8.	182	60,7	0,78	1,35	$y_8 = 9{,}78$	62,6
9.	246	80,2	0,74	1,30	$y_9 = 13$	83,2
10.	319	106,3	0,77	im Mittel $q = 1{,}33$	$y_{10} = 17{,}29$	110,6

d. h. das Verhältnis zwischen zwei aufeinanderfolgenden, entsprechenden Windungshöhen. Aus diesen Gründen ergibt sich die Größe des Radius (r) der Spirale für einen beliebigen Umlaufswinkel desselben (v) zu $r = a + \frac{a}{p-1}\left(p^{\frac{v}{2\pi}} - 1\right)$.

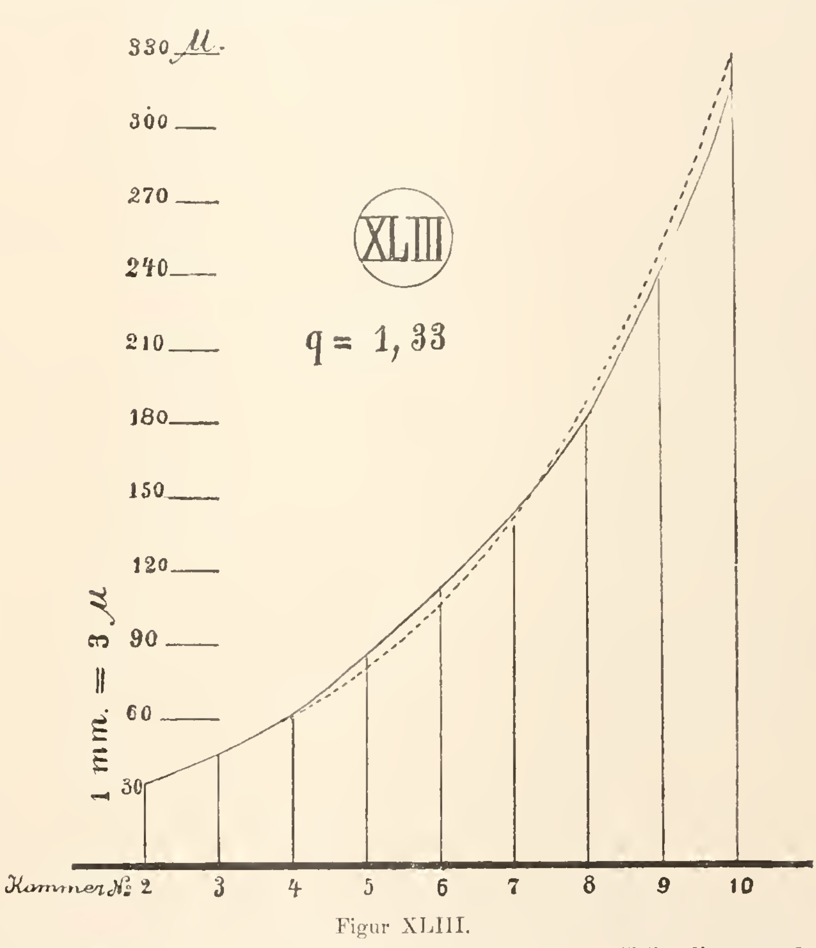
Die logarithmische Spirale ist derjenige bestimmte Fall dieser zyklozentrischen Conchospirale, in welchem der Archiradius $a = \frac{a}{p-1}$ wird, woraus für dieselbe die entsprechende Gleichung $r = \frac{a}{p-1}\,p^{\frac{v}{2\pi}}$ sich ergibt.« Bütschli loc. cit.

[1]) Das Nachstehende gilt also stets unter der Voraussetzung, daß beim Vorfließen der kammerbauenden Sarkode auch der Inhalt aller früheren Kammern mit aufquillt und bei dem Hervorquellen der Neukammerblase mitschieben hilft.

[2]) Um die beiden Kurvenzüge vergleichen zu können, sind ihre Bestimmungspunkte auf gleichen Maßstab gesetzt.

Eine Reihe von Größen, deren zwei aufeinanderfolgende Glieder immer denselben Quotienten ergeben, wie in der Tabelle die Breitendurchmesser der Schalen (4. und 5. Säule) oder wie bei der Conchospiralausbildung die in dieser Hinsicht bereits gekennzeichneten, aufeinanderfolgenden Windungsabstände, stellt aber eine »geometrische Progression« dar, und dies gilt, wie für die angegebenen Dimensionen, ebenso für alle anderen sich entsprechenden Dimensionen, also auch für die Durchmesser sukzedierender Kammern[1]). Wir können darum sagen, die Größenprogression der Kammern, d. h. die Zunahme des Kammerdurchmessers mit der Ordnungszahl der Kammern, wird einer geometrischen Progression folgen.

Daraus ergibt sich, daß man eine Exponentialkurve von der Formel $y = aq^x$ erhalten muß, wenn man die gefundenen Kammerdurchmesser in einer graphischen Kurve zum Ausdruck bringt, deren Abszissen (x) durch die Ordnungsnummern der Kammern, deren Ordinaten (y) aber durch die Maße der Kammerdurchmesser veranschaulicht werden; eine Exponentialkurve, die sich gleichzeitig mathematisch konstruieren läßt, sobald man q, d. h. das Verhältnis der Durchmesser je zweier sukzedierender Kammern festgestellt hat, und das Anfangsglied a (in unserem Falle = 34 : 1,33) bekannt ist.



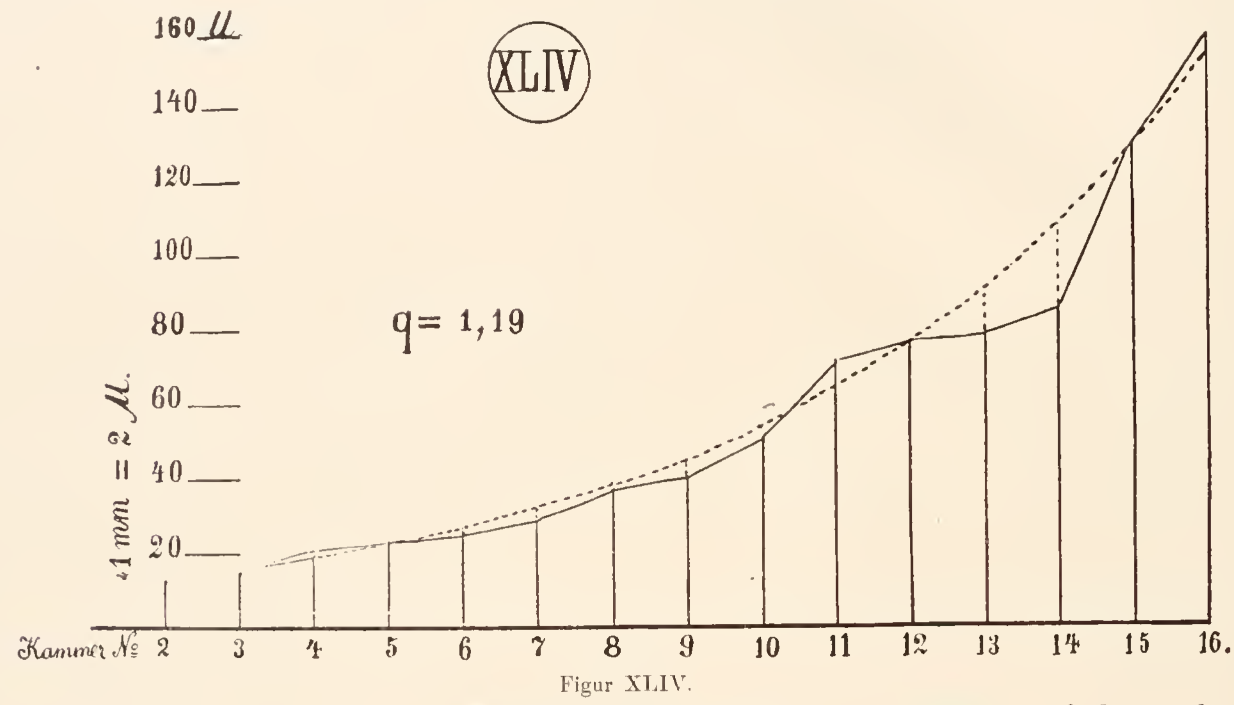
Figur XLIII.
Exponentialkurve für die Breitenzunahme der Kammern von *Triloculina rotunda* (nach den Messungen van Itersons); die ausgezogene Kurve nach den Realwerten (cf. dritte Säule der voraufgegangenen Tabelle); die punktierte nach Berechnung (cf. siebente Säule der Tabelle).

Da sich aus solchen Kurven rascher als aus den Zahlenwerten Übereinstimmungen und Abweichungen von theoretisch erhaltenen Werten übersehen lassen, stelle ich zunächst die Kurve der von van Iterson gemessenen Kammerbreiten[2]) mit derjenigen Kurve zusammen, die sich aus der Berechnung ergibt (Textfig. XLIII). Man sieht die Übereinstimmung ist eine recht befriedigende.

[1]) Überhaupt für alle unter gleicher Formel laufende Werte, welche von der Größe des Durchmessers, bzw. des Radius in gleicher Weise abhängig sind: also auch für die Inhalte und Oberflächen sukzedierender Kammern, soweit ihre Formen ähnlich bleiben. Der Quotient q nimmt aber für jede neue Dimension einen neuen konstanten Wert an.

[2]) Für die Kammerbreiten erhält man ebensogut eine Exponentialkurve wie für die Kammerdurchmesser, da es sich ja in beiden Fällen um entsprechende Dimensionen handelt.

Daß es sich hier nicht um einen Zufall bei der Ähnlichkeit handeln kann, geht daraus hervor, daß man Kurven von entsprechendem Charakter auch bei allen nachfolgenden, durch Kurven zum Ausdruck gebrachten, Größenprogressionen der Kammerndurchmesser mit ausreichender



Figur XLIV.
Kurve der Längenzunahme der Kammern von *Pulvinulina menardii*: die punktierte Exponentialkurve nach den aus der Tabelle ersichtlichen Werten berechnet.

Sicherheit wieder erkennen kann, selbst wenn die Linienpaare nicht enger zusammenfallen, als diejenigen der Textfigur XLIV, die nach folgenden Werten für eine (Taf. XXVII Fig. 16 abgebildete) sehr wenig regelmäßig gebaute, jugendliche *Pulvinulina menardii* gezeichnet sind.

Pulvinulina menardii (d'Orb) juv.
Gesamtgröße = 0,288 mm (J.-Nr. 139).

Kammer-Nr.	Gemessen			Berechnet	
	Kammerlängen		Längenverhältnis q	Kammerlängen	Werte in mm der Ordinaten (1 mm = 2 μ)
	in μ gemessen	in mm der Ordinaten (1 mm = 2 μ)	$\frac{n\text{te Kammer}}{(n+1)\text{te Kammer}}$	$y = a\ q^x = 13{,}9 \cdot 1{,}19^x$ μ	
Embryonalkammer	[14]	—	—	—	—
1.	[13,6]	—	—	—	—
2.	13,9	6,9	—	[13,9 = a]	6,9
3.	16,2	8,1	1,16	16,5 (= $a\ q^x$)	8,3
4.	20,7	10.4	1,27	19,7	9,9
5.	23,6	11,8	1,14	22,5	11,3
6.	25,2	12,6	1,07	26,8	13,4
7.	28,3	14,2	1,12	32	16
8.	37,0	18,5	1,31	38,1	19,7

Kammer-Nr.	Gemessen			Berechnet	
	Kammerlängen		Längenverhältnis q	Kammerlängen	Werte in mm der Ordinaten (1 mm = 2 μ)
	in μ gemessen	in mm der Ordinaten (1 mm = 2 μ)	$\frac{n\text{te Kammer}}{(n+1)\text{te Kammer}}$	$y = a\ q^x = 13{,}9 \cdot 1{,}19^x$ μ	
9.	39,9	20	1,08	45,4	22,7
10.	51,0	25,5	1,28	54	27
11.	71,8	35,9	1,41	64,3	32,2
12.	77,0	38,5	1,07	76,5	38,3
13.	78,1	39,1	1,02	91	45,5
14.	85,3	42,7	1,09	108	54
15.	129,5	64,8	1,52	129	64,5
16.	154,1	79,1	1,22	154	77
			im Mittel = 1,19		

Auf alle Fälle ist die Übereinstimmung groß genug, um sagen zu können: bei den durch diese und fast allen nachfolgenden Kurven charakterisierten Formen folgt die Größenprogression der Kammerdurchmesser mit großer oder wenigstens noch erkennbarer Annäherung einer geometrischen Reihe, deren Quotient bei verschiedenen Spezies ein verschiedener zu sein pflegt.

Kennt man aber den Quotienten der Größenprogression der »Kammerdurchmesser« irgend einer Spezies, so ist hiermit zugleich auch der Quotient der Kammerinhalte und der Kammeroberflächen zu berechnen, und man bedarf nur noch der Messung des Durchmessers einer (ihrer Ordnungsnummer nach) bekannten Kammer oder der Bestimmung des Inhaltes bzw. der Oberfläche einer (ihrer Ordnungsnummer nach bekannten) Kammer, um die Durchmesser oder die Inhalte bzw. die Oberflächen aller übrigen Kammern und hiermit alle maßgebenden Größen der Schale überhaupt rechnerisch finden zu können; wobei natürlich immer die Voraussetzung bestehen bleibt, daß die sukzedierenden Kammern einander ähnliche Körper vorstellen; daß sich also die Kammerrandwinkel nicht geändert haben und daß die bei der Kammerbildung benutzten Flußflächen analoge Lagerung zeigen, daß also kurz gesagt sich keine Anormalitäten oder besondere Modifikationen[1]) in den Ablauf der früher entwickelten mechanischen Faktoren eingeschoben haben. Es würde uns zu tief in das Mathematische hineinziehen, wenn wir hier dieser Berechenbarkeit weiter nachgehen wollten: es muß uns vorläufig genügen, diese Berechenbarkeit dem Prinzip nach theoretisch konstatiert zu haben, denn die F o r a m i n i f e r e n - s c h a l e wird hierdurch r e c h n e r i s c h z u g ä n g i g; die früher angegebenen mechanischen Faktoren werden durch diese Berechnungsmöglichkeit derart ergänzt, daß eine Ausrechnung der Maße, der Quantitäten also, zu der, durch die mechanischen Faktoren ermöglichten, Konstruierbarkeit der Gestaltungen (von Kammern, Schalenganzen usw.), der Qualitäten also, hinzutritt. Die ganze S c h a l e n g e s t a l t k a n n demnach q u a l i t a t i v u n d q u a n t i t a t i v auf Grund von verhältnismäßig wenigen gegebenen Daten r e c h n e r i s c h und k o n s t r u k t i v e i n d e u t i g b e s t i m m t werden.

[1]) Solche besondere Modifikationen werden z. B. in dem Kapitel »Schalendimorphismus« Erwähnung finden.

Die Art der Aufwindungsweise läßt sich aus der Gestalt der Embryonalkammer und den Randwinkel- und Flußflächenverhältnissen der zunächst zu erwartenden Kammern des ersten Umgangs theoretisch erschließen (cf. z. B. p. 75, 76, 79, 83). Kennt man aber erst die Aufwindungsweise der Kammern, weiß man also, in welcher Spiralform, ob in zyklozentrischer, ob in logarithmischer Conchospirale, oder nach welchem Anordnungstypus[1]) sonst die Aufwindung der Kammer zu erwarten ist, so berechnet und konstruiert man die Spirale oder sonstige Aufwindungsweise der Kammern mit Hilfe der für die spezielle Aufwindungsweise maßgebenden Formel (cf. p. 175 Fußnote) und unter Einsetzung des für den Spezialfall ermittelten Quotienten der Durchmesserprogression; man kann dann aus den Durchmessern der sukzedierenden Kammern den Inhalt jeder einzelnen Kammer quantitativ berechnen, und hat danach die gefundenen Inhalte der Kammern derart konstruktiv in die Spirale oder sonstige Aufwindungsform einzutragen und aneinanderzulagern, daß sie die Spirale oder sonstige Aufwindungslinien als relative Minimalflächen berühren und sich gegenseitig mit Flächen (= Septen) voneinander abgrenzen, welche die geforderten homologgleichen Ansatzwinkel mit dem jeweils voraufgehenden Spiralumgang bilden. Daß derartige Konstruktionen praktisch nicht leicht auszuführen sein werden, tut der theoretisch erwiesenen Tatsache keinen Abbruch, daß sie ausführbar sein müssen, und zwar — um es hier an ausschlaggebender Stelle noch einmal hervorzuheben (cf. p. 7, 8) — auf Grund von Faktoren, die unter gleichen physikalischen Bedingungen auch für alle »physikalisch entsprechend« gearteten anorganismischen Flüssigkeiten gelten müßten.

Abweichungen von der mathematisch konstruierbaren Idealform.

Es hieße aber die lebende organische Materie zu der starren Gesetzmäßigkeit der Kristalle herabdrücken wollen, wenn man die solchermaßen konstruierbare Idealgestalt nun auch von dem Organismus in »strengster Congruenz« durchgeführt erwarten würde. Es handelt sich hier natürlich nur um Annäherungen, um Angleichungen, die allerdings in besonderen Fällen einen erstaunlich hohen Grad erreichen können und die dadurch alsdann die prinzipielle Richtigkeit der namhaft gemachten mechanischen Faktoren besonders einleuchtend belegen.

Alle organismischen Bildungen sind der Variation unterworfen — die Foraminiferenschalen variieren sogar, das ist ja ein altes Klagelied aller auf diesem Gebiet tätigen Forscher, ganz besonders stark —, eine durch Konstruktion gefundene theoretische Form kann also bestenfalls nur ein Idealbild[2]) vorstellen, um welches die vorkommenden Varianten in größerer oder

[1]) Die Anordnung der Miliolinenkammern folgt einem Folioidensystem, das durch die Anschlußverhältnisse der ersten Kammern und die relative Breite ihrer Ansatzstellen völlig bestimmt wird (van Iterson **07** p. 322); mehrzeilige Textularientypen werden sich voraussichtlich als kegelförmige Kugelsäulen mit mehreren Kontakten behandeln lassen (vgl. z. B. t. 5 f. 1 loc. cit. mit dem Aufbau einer *Verneuilina*); der zyklische Aufbau der Orbitoliten folgt mit mehr oder weniger großer Annäherung der Anordnung von sogenannten »Guillochementkurven«, deren mathematische Behandlung man in Gebhardts schöner Abhandlung: »Über den funktionellen Bau einiger Zähne« (Gebhardt **00** p. 159—176; f. 15 p. 174) findet u. dgl. m.

[2]) Mit solchen Idealkonstruktionen arbeitet bekanntlich auch vielfach die theoretische Physik, wenn sie z. B. von »idealen Flüssigkeiten« spricht, die keine innere Reibung haben, obgleich sie wohl weiß, daß es derartige Flüssigkeiten gar nicht gibt.

geringerer Zahl herumpendeln. Es wäre aber eine Schwäche der Theorie und ihre ganze Aufstellung wäre von fragwürdiger Bedeutung, wenn sie nicht auch anzugeben vermöchte, warum die mathematisch gewinnbaren Konstruktionsbilder nicht auch zugleich formengleiche Porträtbilder für die lebenden Schalenerzeuger sein können. Sie können es nicht sein, weil ihre lebenden Vorlagen nicht unter konstant bleibenden Bedingungen aufgebaut werden, und weil diejenigen Außen- und Innenbedingungen, die bei dem lebenden Organismus die Werte der Faktoren in nicht vorauszusagender Weise zu verschieben vermögen, bei der Berechnung der mathematischen Idealform begreiflicherweise keine generelle, also für alle Fälle passende, Berücksichtigung finden können oder wenigstens zurzeit nicht gefunden haben.

So hängt beispielsweise die Größe der Randwinkel von den Kapillaritätskonstanten der Sarkodeoberfläche und derjenigen des Meerwassers ab, die Größe der Kapillaritätskonstanten ändert sich aber bis zu einem gewissen Grade mit der Temperatur; da nun die sukzedierenden Kammern zu den verschiedenen Zeiten ihrer Entstehung in den meisten Fällen nicht die genau gleiche Außentemperatur zur Verfügung haben können, wird die Gleichheit der Randwinkel auch nicht absolut exakt ausfallen können; es wurde oben (p. 58, 59) bereits vor allzu weitgehenden Erwartungen in dieser Hinsicht gewarnt. Fernerhin ist nicht zu vergessen, daß die bauende Sarkode niemals eine Flüssigkeit von stabil feststehender chemischer Zusammensetzung, eine chemisch reine, einheitliche Flüssigkeit darstellt, sondern daß sie durch ihren Stoffwechsel in steten Veränderungen begriffen ist; Veränderungen, von denen zwar in Anbetracht der sehr annähernden Randwinkelgleichheit vorausgesetzt werden muß, daß sie zur Zeit der Kammerbildung eine jedesmal wiederkehrende, sehr ähnliche Konstellation durchlaufen, von denen aber nicht angenommen werden kann, daß ihre zur Zeit der Kammerbildung durchlaufene Konstellationen genau identische sind [1]. Zudem ist in Betracht zu ziehen, daß infolge der Mitwirkung der Molekularkräfte beim Zustandekommen der von der Oberflächenspannung inszenierten Vorgänge, kompliziertere Oberflächenspannungsexperimente zu den aller diffizilsten auch in der anorganismischen Physik gehören, wie jeder weiß, der beispielsweise einmal versucht hat, wirklich leistungsfähige Bütschlische amoebenartig kriechende Schäume oder Gelatinestrahlungen u. dgl. herzustellen; die geringsten Verunreinigungen der Oberflächen können die Resultate vollständig verschieben.

Angesichts der Wandelbarkeit der inneren und äußeren Bedingungen, unter denen die Foraminiferensarkode ihre Schale aufbaut und angesichts der allgemein äußerst hohen Sensibilität der Oberflächenspannungskräfte, mit denen sie beim Schalenbau arbeiten muß, auf schon geringe Bedingungsänderungen, ist es weit mehr erstaunlich, daß die Schalen so oft ihrem mathematisch konstruierbaren Idealbild (v. Möller, van Iterson) so nahe kommen, als daß sie in vielen Fällen mehr oder weniger geringfügige bis auch recht erhebliche Abweichungen von diesem Idealbilde erkennen lassen.

Schon v. Möller hat hervorgehoben, daß häufig die spirale Aufrollung der von ihm untersuchten Schalen nicht von Anfang bis zum Ende nach derselben Conchospirale erfolgt, sondern daß durch plötzliches Größer- oder Kleinerwerden des Windungsquotienten die Spiralaufrollung von irgend einer Stelle an nach einer zyklozentrischen Conchospirale von anderer Gleichung weitergehen kann, für welche der Abstand des Änderungspunktes von dem Zentrum den sogen. Archiradius abgibt. Neben diesem Größer- oder Kleinerwerden kommt auch eine Reduktion des Quotienten auf Null namentlich bei Nummuliniden vor; die letzte Windung geht

[1]) Sie können schon darum nicht identisch sein, weil der Sarkodekörper doch schließlich altert und seinen Fortpflanzungszuständen zutreibt, die Periode dieser Erscheinungen kann nur durch irgendwelche temporäre oder graduelle Änderungen in der Sarkode selbst von Generation zu Generation fortgeführt werden.

dann vom spiralen zum kreisförmigen Wachstum über, es findet dabei eine Berührung der letzten Windung mit der äußeren Oberfläche der vorletzten und dadurch ein Verschluß und Wachstumsabschluß der Schalen statt.

Solche Schwankungen der Quotienten sind aber keineswegs auf höhere spiralgewachsene Formen, für die die Möllerschen Fälle gelten, beschränkt, sondern sie kommen überall vor; wir wollen dies für einige der primitiven polythalamen Formen zeigen, weil hierdurch das Schwanken, das dann am Anfang der polythalamen Formenreihe und am Ende derselben nachgewiesen sein wird, auch für die vermittelnden Formenreihen ohne detaillierende Darstellungen als genügend wahrscheinlich hingenommen werden kann.

Allgemeine Regel ist, daß die Kammerlänge, die wir in den beiden nachfolgenden Fällen als Lineardimension für unsere Quotientenbetrachtung wählen wollen, nach dem Wachstumsende zunimmt: d. h. daß der Längenquotient in der Regel größer als 1 zu sein pflegt. Ist der Längenquotient = 1, so heißt das nichts anders als, daß die betreffende Kammer ebenso lang ist als ihre Hinterkammer; ist er kleiner als 1, so bedeutet das, daß die betreffende Kammer kürzer als ihre Hinterkammer ist.

Reophax nodulosa Var. nov.
(Dieselbe Form wie Taf. XX Fig. 1; aber anderes Exemplar.)

Kammer-Nr.	Kammerlänge μ	Quotient $\frac{(n+1)\text{te Kammer}}{n\text{te Kammer}}$
Embryonalkammer	840	—
2.	450	0,53
3.	546	1,2
4.	480	0,88
5.	570	1,19
6.	690	1,21
7.	768	1,11
8.	882	1,14
9.	834	0,94
10.	1470	1,76
11.	—	—
12.	—	—
	7500 μ Gesamtlänge	Mittel 1,111

Reophax nana nov.!
(Exemplar ähnlich Fig. 7 Taf. VIII.)

Kammer-Nr.	Kammerlänge μ	Quotient $\frac{(n+1)\text{te Kammer}}{n\text{te Kammer}}$
Embryonalkammer	10	—
2.	6	0,6
3.	7,8	1,3
4.	12	1,5
5.	12	1
6.	13,8	1,15
7.	23,5	1,7
8.	24	1,02
9.	30	1,25
10.	35,8	1,19
11.	42	1,17
12.	43,8	1,04
	260,7 μ Gesamtlänge	Mittel = 1,17

Man sieht, daß bei den beiden gemessenen Exemplaren die Kammern zwar in der Regel mit der Ordnungszahl länger werden, daß aber auch Kammern vorkommen, die kürzer als ihre Hinterkammer (2., 4. und 9. Kammer von *Reoph. nodul.* und 2. von *Reoph. nan.*) oder ebenso lang als diese (5. Kammer von *Reoph. nan.*) sind.

Selbst das relativ regelmäßig gebaute, auf Taf. VIII Fig. 21 abgebildete, Exemplar von *Reophax dentaliniformis* zeigt weder in seinen Längen-, noch in seinen Breitenverhältnissen ganz

konstante Quotienten, wenn schon die Abweichungen nicht sehr groß sind, wie sich aus folgender Tabelle erkennen läßt.

Reophax dentaliniformis (Taf. VIII Fig. 21).

Kammer-Nr.	Kammerlänge		Kammerbreite	
	μ	Quotient	μ	Quotient
Embryonalkammer (ohne Endsteinchen)	120	—	96	—
2.	174	1,45	126	1,31
3.	243	1,39	162	1,29
4.	339	1,39	210	1,29
5.	468	1,38	252	1,20
		Mittel = 1,40		Mittel 1,27

Auch ohne numerischen Nachweis läßt sich in vielen Fällen eine Quotientenänderung in der Größenprogression der Kammern durch Gleichbleiben oder Kleinerwerden sukzedierender Kammern erkennen (Taf. VIII Fig. 13, 16; Taf. XV Fig. 3; Taf. XIX Fig. 2; Taf. XXI Fig. 1, 1a; Taf. XXVII Fig. 1, 18a, 18b; Taf. XXX Fig. 15b, 18; Taf. XXXI Fig. 17). Aber alle größeren Abweichungen von der sonst geltenden geometrischen Progression der Kammerdimensionen haben immer etwas Auffallendes, sie machen sofort den Eindruck einer »Ausnahme«.

Solche Quotientenänderungen können durch Zuwachsschwankungen der Sarkode innerhalb der zwischen den entsprechenden Kammerbildungsperioden liegenden Zeitintervalle durch quantitativ wechselnde Nahrungszufuhr erklärt werden; oder sie mögen durch Störungen in den Außen- oder Innenbedingungen zur Zeit der Kammerbildung selbst hervorgerufen oder schließlich auch bei gleich angewachsener Sarkode dadurch veranlaßt sein, daß der Weichkörper bei den Kammerbildungsvorgängen eine ungleiche Menge von Nahrungskörpern in sich aufgespeichert behält[1]), die dann die austretende Neukammerblase in entsprechend wechselnder Weise passiv auftreiben hilft. Alle derartige Schwankungen müssen sich durch entsprechende Schwankungen und Knickungen im Verlauf der Kurven bemerkbar machen, wie man sie beispielsweise bei den im systematischen Teil vorgeführten graphischen Darstellungen der Größenprogression der Kammerdurchmesser vieler Globigerinen deutlich sieht, die dadurch ihren durchschnittlichen Charakter als Exponentialkurven in geringerem oder höherem Grade, kaum aber ganz und gar, einbüßen.

Wir können also zusammenfassend sagen: Die Größenprogression der Durchmesser sukzedierender Kammern findet in der Regel in einer geometrischen Progression statt, die aber infolge der während des Kammeraufbaues schwankenden Innen- und Außenbedingungen mannigfache Störungen aufweisen kann.

Daß neben diesen zufälligen Schwankungen im Kurvenlauf aber auch gesetzmäßige Änderungen desselben an bestimmter Stelle auftreten können, wird schon das nächste Kapitel zeigen.

[1]) Wenn auch bei mehreren Formen ein Fasten vor dem Kammerbildungsprozeß konstatiert worden ist (cf. p. 48), bleibt doch ein Verweilen von Nahrungskörpern in der Sarkode während der Kammerbildung nicht ausgeschlossen.

Die Embryonalkammern und der Schalendimorphismus.

Während die Gestalt der späteren Kammern durch die früher angegebenen mechanischen Faktoren bestimmt wird, sind die Embryonalkammern diesen Faktoren noch nicht unterworfen, da ihnen eine Flußfläche, auf der sie sich diesen Faktoren gehorchend ausbreiten könnten, zur Zeit ihrer Entstehung fehlt.

Ihrer Genese nach sind die Embryonalkammern der gleichen Spezies zweierlei Herkunft und leiten dabei auch zwei verschiedene Schalentypen ein, die einerseits als A-Formen oder A-Schalen, oder makrosphärische oder megalosphärische (auch megasphärische) Schalen und andrerseits als B-Formen oder B-Schalen oder mikrosphärische Schalen voneinander sprachlich unterschieden werden [1]). Die Embryonalkammern der makrosphärischen Schalen mögen kurz als »Makrosphären«, die der mikrosphärischen als »Mikrosphären« bezeichnet werden, denn ihre Gestalt und Größe hat bei dieser Bezeichnungsweise Pate gestanden. Die Makrosphären sind nämlich (Taf. XXXIX Fig. 25 ma. Ek.) größer als die Mikrosphären (Taf. XXXIX Fig. 26 mi. Ek.) und bei den meisten Formen, allerdings nicht immer, sogar durch eine recht erhebliche Größendistanz von den Mikrosphären übergangslos geschieden: sie werden von »Embryonen«, d. h. von geißellosen, amoebenartigen, im Innern der Muttersarkode selbständig gewordenen und früher oder später aus ihr austretenden Plasmapartien erzeugt. Die in der Regel sehr viel kleineren Mikrosphären nehmen dagegen von geißeltragenden Schwärmsporen ihren Ursprung, die nach dem Ausschwärmen aus den Muttertieren, soweit man bis jetzt weiß, miteinander kopulieren, als Zygote dann ihre Geißel verlieren, und nach geringerem oder beträchtlicherem Wachstum, auf ihrer Oberfläche die Mikrosphäre zur Abscheidung bringen. Die ausgewachsenen, mikrosphärischen Individuen scheinen stets nur makrosphärische Nachkommenschaft zu erzeugen, während die aus dieser Nachkommenschaft herangewachsenen „Makrosphärischen" in der Regel Schwärmsporen für die Mikrosphären entwickeln. Somit stellen die beiden Schalentypen das Erzeugnis eines Generationswechsels dar, bei welchem die mikrosphärische Generation als die auf geschlechtlichem Wege (Kopulation der Schwärmsporen) erzeugte, die makrosphärische Generation als die auf ungeschlechtlichem Wege, durch eine Art multipler Zerfallsteilung der Muttersarkode [2]), entstandene Generation angesehen werden muß. Unter Umständen (Taf. XII Fig. 2) können mehrere makrosphärische Generationen zwischen zwei mikrosphärische Generationen eingeschaltet werden [3]); Regel scheint aber ein jedesmaliger Wechsel zwischen mikrosphärischer und makrosphärischer Generation zu sein; die mikrosphärische erzeugt also die makrosphärische, die makrosphärische aber erzeugt in der Regel nach ihrer Reife gleich wieder die mikrosphärische Generation — nur selten eine kleinere Reihe abermals makrosphärischer Generationen, — ehe sie zur Erzeugung der mikrosphärischen Generation übergeht.

Die Gestalt der Embryonalkammer ist im allgemeinen eine kuglige. Die von Alt her bis in die jüngsten Zweige des Foraminiferenstammes hin weitervererbte kugelige Form kann als das Ideal ihrer Ausgestaltung angesehen werden, denn sie deckt den Inhalt der Embryonalkammer mit der kleinsten Oberfläche, verlangt zu deren Befestigung demnach eine

---

[1]) Über die historische Entwicklung unserer Kenntnisse des mikrosphärischen und makrosphärischen Schalendimorphismus, vgl. J. J. Lister **03** p. 59—62 und daran anschließend Winter **07** p. 25, 26.

[2]) Der »Muttersarkode«, nicht etwa der »Mutterschale« wie bei der Schalenzertrennung (cf. p. 158).

[3]) Bei *Cornuspira*, *Miliolina*, *Peneroplis*, *Orbitolites* und *Cristellaria* seither beobachtet.

denkbare geringe Quantität von Schalensubstanz und erreicht dabei obendrein noch den höchsten Grad der Widerstandsfähigkeit gegen allseitige Angriffsmöglichkeiten[1]).

Da aber die Kugelgestalt in ihrer mathematisch reinsten Durchführung auf Grund der Oberflächenspannungstheorie eine homogene Oberflächenschicht voraussetzt, ist dem Erreichen und der Verwertung dieses Ideals eine Grenze gesetzt. Ihr Vorkommen ist vor allem bei denjenigen Formen zu erwarten und dieser Erwartung entsprechend tatsächlich anzutreffen, bei denen auch die übrigen Kammern durch zentrale Lagerung der Mündung und Gleichheit aller (nicht bloß homologer) Ansatzwinkel um die Schalenachse herum auf eine große Gleichmäßigkeit in der Struktur der oberflächlichen Körperschichten schließen läßt (Taf. VIII Fig. 16; Taf. XX Fig. 3, 11—16; Taf. XXI Fig. 12), also beim geradegestreckten Nodosaridentypus. Wo aber die spätere Kammerform auf größere Anomogenitäten in den Oberflächenschichten des Organismus hindeutet, da zeigt sich auch meistens schon in der Form der Embryonalkammer ein Ablassen von der kugligen Idealgestalt. Die Abweichungen können sehr gering sein und können sich infolge davon leicht der Beobachtung entziehen; man hat ihnen wenig Beachtung geschenkt, obgleich sie für den späteren Schalenbau als prospektive Flußfläche, wie wir schon wissen (p. 76), eine sehr wichtige Rolle spielen können (Textfig. XX p. 73; Textfig. XXIV p. 76; Taf. XXIII Fig. 1, 2). In manchen Fällen werden diese Abweichungen von der Kugelform aber recht bedeutend: in ihnen spiegelt sich dann zumeist schon die gleiche Anomogenität der Sarkode, die bei der späteren Kammerbildung deutlich zutage tritt; Embryonalkammer und spätere Kammern ähneln sich unter solchen Umständen an (Taf. VIII Fig. 21; Taf. XX Fig. 25, 27; Taf. XXI Fig. 4; Taf. XXIII Fig. 5, 15).

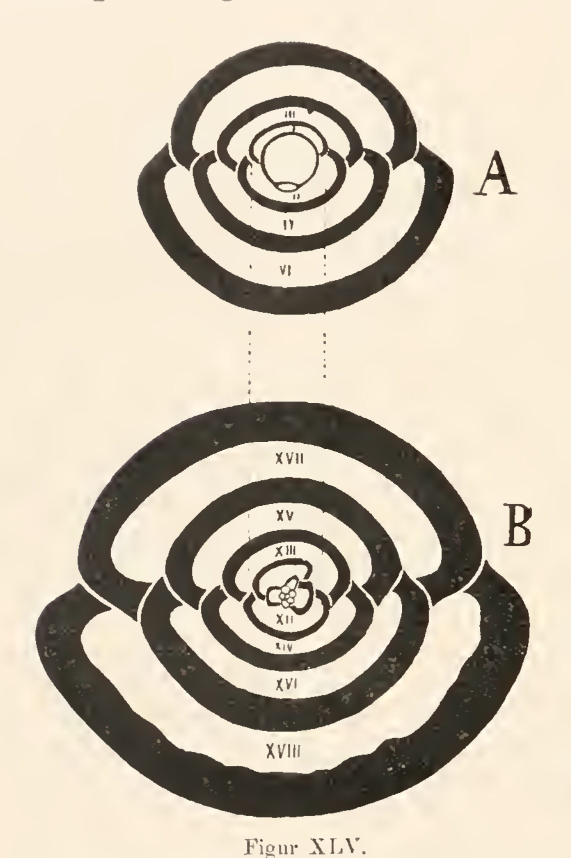
Wahrscheinlich ist es kein Zufall, daß sich die kleineren Mikrosphären, soweit sich bis jetzt sehen läßt, von der Idealgestalt der Kugel viel weniger weit entfernen als die Makrosphären. So scheint bei den Milioliniden und Orbitoliten die Mikrosphäre fast immer einer reinen Kugelform ohne Halsbildung sehr nahe zu stehen[2]), während die Megalosphäre durch ihren flexostylen Kammerhals die Kugelform verläßt oder wenigstens dieselbe durch dieses Anhangsgebilde in sehr charakteristischer Weise häufig unter gleichzeitiger Abplattung ihrer Gesamtgestalt modifiziert. (Taf. XI Fig. 4, 5; Taf. XIII Fig. 15, 17.) Schon andrenorts[3]) habe ich darauf aufmerksam gemacht, daß bei *Textularia folium* größere Embryonalkammern stark, zuweilen fast viereckig, in die Breite gereckt sind, während die kleinen Embryonalkammern[3]) (abzüglich eines eventuellen sekundären Enddornes) vollständig kuglig sind. Auch bei der Taf. XXIII abgebildeten *Cristellaria crepidula* erscheint die Mikrosphäre kuglig (Fig. 6), während die Makrosphäre (Fig. 5) im Sinne der späteren Kammerform in die Länge gezogen ist. Es scheint hiernach, als ob das Plasma der Mikrosphären ursprünglich weniger anomogen differenziert

[1]) Sie wirkt äußeren Eingriffen gegenüber sozusagen wie eine Hohlsäule von der Stärke ihres Durchmessers gleichzeitig nach allen Richtungen hin, so daß nirgends Stellen erhöhter Bruchgefahr entstehen.

[2]) Cf. die Querschliffe beider Embryonalkammerarten bei Schlumberger (**93** f. 1—37); ferner Lister (**03** f. 29, 31, 33, 35, 37); ferner Winter (**07** f. C p. 27).

[3]) Rhumbler (**06** p. 61). Hierbei fällt jedoch auf, daß die langgestreckten Embryonalkammern oft den allergrößten Schalen zugehören, was mit anderweitigen Erfahrungen bei anderen Foraminiferen nicht zusammenstimmt, indem sonst die ausgewachsenen Schalen der megalosphärischen Generation kleiner als die der mikrosphärischen zu sein pflegen.

sei, als das in den Megalosphären enthaltene Plasma; was wegen der geschlechtlichen Herkunft der Mikrosphäre nicht uninteressant ist, da in Analogie hiermit auch die Eier der Metazoen sich erst allmählich aus dem undifferenzierten kugligen Zustand des Eies in den differenzierteren der späteren Embryonalbildungen emporheben. Die Makrosphären bringen dagegen als bloße Teilungsprodukte des Muttertieres die anomogene Plasmadifferenzierung der Mutter mehr oder weniger fertig mit, ebenso wie die aus Teilung entstandenen Stadien des metagenetischen Generationswechsels der Metazoen die Differenzierungshöhe des Teilungsstadiums während ihrer Vermehrung mitbekommen (vgl. hierzu Lister **97** und Andreae **98**).



Figur XLV.
Querschnitt durch die megalosphärische (*A*) und die mikrosphärische (*B*) Schale von *Biloculina bradyi* Schlumb. Man sieht, daß die Schale *B* erst dann die bilokulinäre Kammeranordnung von *A* aufnimmt, nachdem sie die Größenstufe der ersten Kammer von *A* erreicht hat; Vergr.: 30 : 1 (nach Schlumberger **91** Textfig. 15, 16).

Fangen aber hiernach die Mikrosphären wahrscheinlich mit einem noch weniger differenzierten Zustande an, als die Makrosphären, so zeigt sich doch bei ihrer Weiterbildung sehr bald ein phylogenetischer Elan, der bei den makrosphärischen Individuen sehr oft nicht in gleichem Grade angetroffen wird. Dieser Aufschwung auf eine höhere Festigkeitsstufe läßt sich schon bei den mikrosphärischen Vertretern der ungekammerten sehr primitiven *Psammonyx vulcanicus* erkennen (Taf. III Fig. 16—19); die mikrosphärischen Gehäuse haben nämlich die, bei dieser Form beginnende, Einrollung erheblich weiter durchgeführt als die megalosphärischen (Taf. III Fig. 1—15). Viel deutlicher aber tritt dieser Elan bei den mikrosphärischen Schalen vieler Miliolinideu hervor. Hier schließt sich nämlich in der Regel an die kugelige Mikrosphäre eine biforme oder triforme Kammeranordnung an, welche in phylogenetisch abfallender Reihenfolge (p. 36) zuerst den höheren Schalentypus, dann nach dem Wachstumsende hin den niederen vorführt, welche also beispielsweise bei sehr vielen Biloculinen [1]) der Embryonalkammer zunächst in quinqueloculinärer Weise beginnt, dann in triloculinäre und dann erst in biloculinäre Kammerordnung übergeht (Textfig. XLV *B*); während die megalosphärische Schale von der Megalosphäre an bis zu ihrem Ende in der gleichen uniformen *Biloculina*weise aufgewunden ist [2]) (Textfig. XLV *A*).

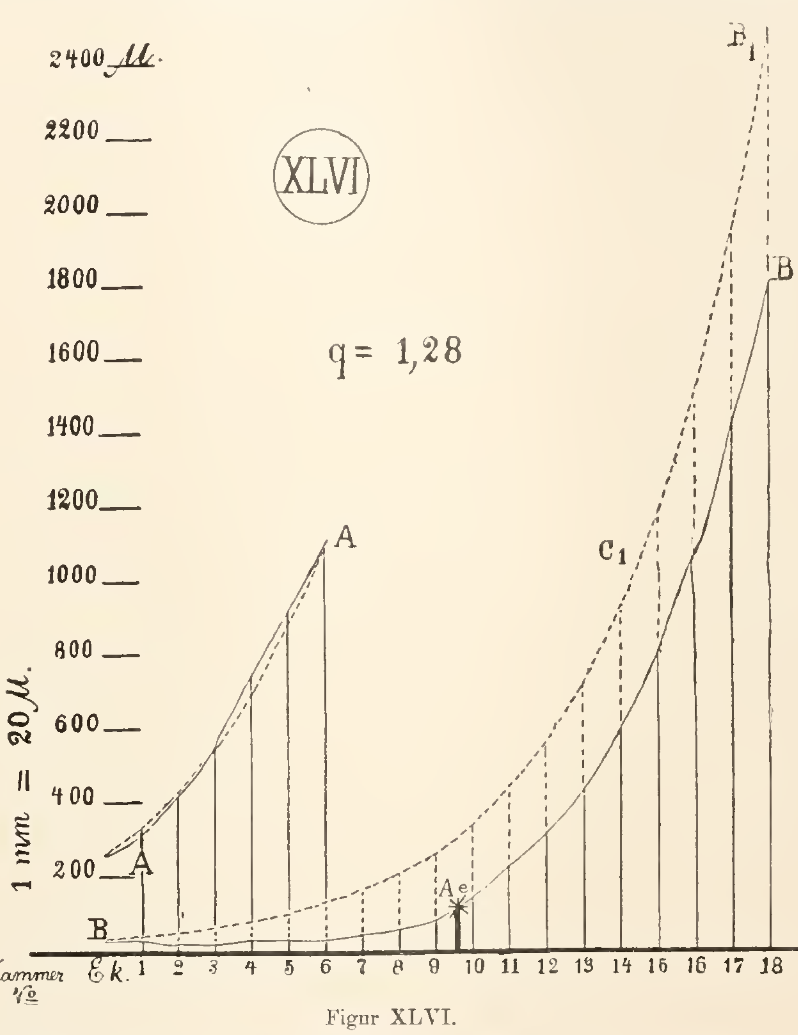
Vom Zweckmäßigkeitsstandpunkt aus läßt sich dies Verhalten der mikrosphärischen Schalen dadurch verstehen, daß die kleiner anfangenden Mikrosphärischen wegen relativ geringer Weichkörpermasse und relativ sehr großer mit Schalensubstanz zu deckender Oberfläche (p. 37, 38) ihren kleinen Kammern am Primordialende nicht dieselbe Wanddicke wie den

[1]) Schlumberger (**91** p. 159).

[2]) Von den vielen, von Schlumberger studierten Formen, zeigte nur bei *Biloculina anomala* Schlumb. auch die makrosphärische Schale den Beginn einer quinqueloculinären Anordnung an ihrem Primordialteil (loc. cit. p. 182 f. 32).

späteren Kammern mitteilen konnten, so daß die Festigkeitsauslese einen festeren Aufwindungsmodus als Ersatz für die nicht steigerungsfähige Wanddicke am Primordialende züchtete. Erst wenn die Mikrosphärische mit ihrer multiformen Kammerfolge in die Größenordnung der Makrosphärischen eingelaufen[1]) ist (Textfig. XLV), und darum auch Wände von gleicher Dicke[2]) wie diese aufbauen kann, baut sie nach demjenigen niederen Bauplan weiter, den die Makrosphärische wegen relativ größerer Weichkörpermasse und relativ kleinerer Oberfläche von Anfang an bis zu ihrem Ende durchhält.

Vom mechanisch-analytischen Standpunkt aus zeigt sich, wie ich andrenorts näher ausgeführt und zahlenmäßig belegt habe, daß der Umschlag der Kammeranordnung im mikrosphärischen Primordialteil jedesmal mit dem Ausfluß viel beträchtlicherer Quantitäten von kammerbauender Sarkode verknüpft gewesen sein muß[3]), als sich aus der Ordnungsnummer der den Umschlag bewirkenden Kammer erwarten ließ, die Größenprogressionskurve der Kammerdurchmesser zeigt mit anderen Worten an der Umschlagstelle einen auffallend energischen Aufschwung nach oben (cf. Fig. XLVI *Ae*).



Figur XLVI.
Progressionskurven der Kammerbreiten von *Biloculina bradyi* Schlumb. (cf. Textfig. XLV); nach der Originalfigur Schlumbergers gemessen; *AA* für die megalosphärische Form; *BB* für die mikrosphärische. Die ausgezogenen Kurven sind die durch Messung gefundenen, die punktierten die nach Berechnung konstruierten. Bei *AA* gute Übereinstimmung; die konstruierte Mikrosphärenkurve BC_1B_1 deckt aber nur dann die empirische Kurve *BAeB*, wenn man ihren in der Mitte zwischen der 9. und 10. Kammerordinate liegenden Kurvenpunkt nach dem Änderungspunkt (*Ae*) der empirischen Kurve hinunterschiebt; bis zu dieser Stelle (*Ae*) hat demnach der Quotient *q* (= 1,28) keine Wirksamkeit gehabt.

Die durch den Änderungspunkt signierte, stark aufgereicherte Sarkodemenge besitzt infolge ihres größeren Durchmessers[4]) eine sehr viel geringere Oberflächenspannung

[1]) Cf. Rhumbler **03**a p. 245 und Fußnote 2 daselbst.

[2]) Man wird sich an den trefflichen Abbildungen Schlumbergers (**91** Textfig. 1—46 und **93** Textfig. 1—37) leicht davon überzeugen, daß die Kammerwände innerhalb des multiformen Primordialteils der Mikrosphärischen in der Regel außerordentlich dünn sind, und daß der Umschlag in die der Makrosphärischen konforme Kammeranordnung erst mit einer Kammer beginnt, die eine ungefähr gleich starke Wandung, wie die erste Kammer der Makrosphärischen besitzt.

[3]) Cf. Rhumbler **03**a p. 241—249 und van Iterson **07** p. 319.

[4]) Die Oberflächenspannung ist dem Krümmungsradius der Oberfläche umgekehrt proportional.

als die bei den vormaligen Kammerbildungen vorgeflossenen viel kleineren Sarkodemengen, sie breitet sich daher von vornherein leichter aus und sie kann dabei einen viel größeren Teil der Schale umfließen, da sie viel mehr Substanz zur Verfügung hat.

Während die geringeren Sarkodemengen der Erstlingskammern sich mit ihren stark gewölbten, in starker Spannung begriffenen, Oberflächen nur mit wenigen Bogengraden[1]) über die Embryonalkammer bzw. über ihre Vorgängerinnen seitlich ausbreiten können und sich nicht aus den Flußtälern der Septalfurchen, welche ihre Vorgängerinnen gebildet haben, herauszuarbeiten vermögen, entwickelt und steigert sich die Fähigkeit, aus den Septalfurchen herauszutreten und etwa vorhandene Schalenkanten zu überfließen, um so mehr (Textfig. XLV *B* Kammer XII), je größer die zur Kammerbildung ausfließende Sarkodemenge und damit auch die Ausdehnungsfähigkeit und Nachgiebigkeit der zur Verfügung stehenden Oberfläche im Verhältnis zu den bei früherer Kammerbildung tätigen Oberflächen wird. Wenn an der Umschlagsstelle der starke Sarkodezuschuß mit einem Male in Wirksamkeit tritt, bilden nur noch die seitlich am weitesten vorstehenden Schalenkanten eine Grenze für die seitliche Stromausbreitung (Textfig. XLV *B*, Kammer XIII), während alle übrigen Täler und vorstehende Kammerkanten überflossen werden; die Sarkode bzw. die von ihr gebildete Kammer überfließt und überdeckt jetzt die vorher gebildeten Schalenteile mit einer Spannweite von 180°. Hiermit ist dann aber das *Biloculina*-Stadium erreicht.

Wir haben also hier ein deutliches in meiner früheren Arbeit ausführlich ausgearbeitetes Beispiel[2]) dafür, daß die Menge der ausgeflossenen Sarkode auf die Gestaltungsform der Kammern einwirkt, wenn die kammerbildende Sarkode bei schwächerer oder stärkerer Ausbreitung, die natürlich von ihrer Menge abhängig ist, verschiedenartige Krümmungen der früheren Schalenwände (also der Flußfläche) bestreicht (cf. p. 55). In unserem Beispiel überfließt sie bei der plötzlichen Zunahme an der Änderungskammer die Flußflächentäler und Kammerkanten, die den früheren Kammern halt geboten, und kommt erst auf den äußersten Rändern der Mündungswand der Hinterkammer zum Stillstand. Würde man sich den plötzlichen Sarkodezuschuß an der Änderungsstelle wegdenken, so würde der von den Erstlingskammern begonnene quinqueloculinäre Anordnungstypus auch von allen folgenden Kammern eingehalten werden, und es entstünde an Stelle der endgültigen *Biloculina* eine normale *Quinqueloculina*; ohne daß sich dabei irgend ein andrer der früher p. 55 genannten bei der Kammergestaltung maßgebenden Faktoren geändert zu haben braucht; die Randwinkelgröße ist bei dem Anordnungswechsel der Kammern beispielsweise ganz die gleiche geblieben (cf. Rhumbler **03**a p. 197).

Der von den mikrosphärischen Milioliniden durchgeführte Biformismus in der Kammeranordnung steht dadurch, daß er mit einem abrupten Größenaufschwung der Kammern verbunden ist, in einer gewissen Analogie zu dem Biformismus von textularoiden Schalen, wie er früher (p. 83) für *Bigenerina* auseinandergesetzt wurde (Taf. XV Fig. 1, 2)[3]).

Wir lassen es vorläufig auf sich beruhen, wie dieser Größensprung der Kammern[4]) zu erklären sein mag und konstatieren nur, daß durch ihn eine Ungleichheit in die anfängliche Kammeranordnung und Kammergestalt der mikrosphärischen und makrosphärischen Schalen

[1]) Über die Anlage der frühsten Erstlingskammern vgl. van Iterson (**07** p. 321).

[2]) Rhumbler **03**a p. 243—248.

[3]) Während bei dem Biformismus lituiformer Schalen mit spironodosaroidem Wachstum, bei denen gerade eine durchgehend geringe Größenprogression der Kammern im ganzen Schalenverlauf Regel ist, andere, nämlich die p. 77, 78 genannten Faktoren maßgebend sind. Ungleiche Faktoren können zu ähnlichem Resultat führen.

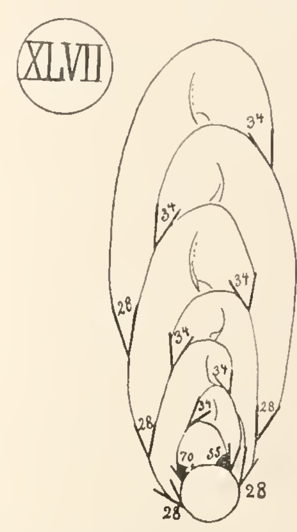
[4]) Zuwachsschwankungen wurden früher (p. 183) auch für andere Schalen schon erwähnt; sie haben meistens aber einen mehr zufälligen Charakter, während sie hier auf einem bestimmten Stadium gesetzmäßig fixiert erscheinen.

der Milioliden hineingetragen ist, die hier den Schalendimorphismus nicht auf eine bloße Größendifferenz der Embryonalkammern (der Mikrosphäre einerseits und Makrosphäre andrerseits) beschränkt, sondern auch auf andere Merkmale ausdehnt.

In Anbetracht der verschiedenen Entstehungsweise der Mikro- und Makrosphären wird man auch sonst noch manche Abweichungen in der Ausgestaltung der beiderseitigen Embryonalkammern selbst und in Abhängigkeit von ihnen auch der anschließenden Erstlingskammern zu gewärtigen haben; doch ist zurzeit nur weniges hierüber anzuführen:

Zuweilen zeigen die Makrosphären Deformationen, die ihnen durch den Druck anstoßender Wandteile der Mutterschale zugefügt worden sind (Taf. XXXIX Fig. 22 d) und die zu einer ungewöhnlichen Lagerung der anliegenden Kammern führen können, sobald die gedrückte Stelle als Flußfläche eine Rolle spielt (Taf. XIV Fig. 3).

Oft kommen die an die Makrosphäre anschließenden Erstlingskammern schon innerhalb des Mutterleibes zur Ausbildung; wo die Einwirkungen im Innenraum des Muttertieres die Kapillaritätskonstanten von Sarkode und Schalensubstanz des Embryos und dadurch auch die Randwinkel der hier angelegten Erstlingskammern beeinflussen können, so daß die allerfrühsten Erstlingskammern eigene von den späteren verschiedene Randwinkel aufweisen können; so betragen z. B. die homologen Randwinkel bei *Virgulina subsquamosa* Egger in der ersten offenbar aus der Mutter mitgebrachten Kammer (Textfigur XLVII) 55 bzw. 70°, während die entsprechenden Randwinkel der späteren in freier Meerwasserumgebung aufgebauten Kammern nur 28 bzw. 34° messen[1]).



Figur XLVII.
Virgulina subsquamosa Egg.; hier sind die homologen Randwinkel der späteren Kammern 28 bzw. 34°, während die erste (jedenfalls bereits im Mutterkörper abgeschiedene) Kammer Randwinkel von 55 bzw. 70° aufweist. Größe = 0,13 mm; Vergr.: 130 : 1

Auch die Größenverhältnisse der frühsten Erstlingskammern können durch ihre eventuelle Entstehung bereits innerhalb des Muttertieres beeinflußt werden; so ist z. B. bei *Discorbina seriatopora* nov. die an die Embryonalkammer anstoßende Erstlingskammer von auffallender Kleinheit (Taf. XXXIX Fig. 23; kl. K); bei den meisten Orbitoliten ist der bei den Milioliden noch schmächtige, flexostyle Kammerhals der Makrosphären als sogenannte »circumambiant chamber« mächtig aufgeblasen und zeigt mannigfache Variationen (Taf. XIII Fig. 15—18). Bei *Peneroplis, Orbiculina* und *Orbitolites marginalis* ist die Megalosphäre perforiert (Taf. XII Fig. 6—12; Taf. XIII Fig. 13; p. 29, 35), während die Mikrosphäre ebenso wie alle sonstigen Schalenteile der mikro- und makrosphärischen Individuen keine Poren trägt. Vermutlich dient die Perforation der Megalosphären zur Erleichterung des Atmens, das sonst während des Aufenthaltes der Makrosphären im Inneren der Mutterschale erheblich erschwert werden dürfte[2]), so daß auch diese Besonderheit mit dem erstzeitigen Aufenthalt in der Mutter in Zusammenhang steht.

[1]) Cf. Rhumbler **03**a p. 254 t. 1 Photo. 8.
[2]) Cf. Rhumbler **97** p. 183, 184.

In Summa zeigen demnach die Makrosphären erheblich mehr Variationen und Abweichungen vom sonstigen Schalenbau als die Mikrosphären. Die Mikrosphären bilden von Anfang an unter sich ähnlichbleibenden Verhältnissen (im offenen Meerwasser) ihre Schale; während die Makrosphären den Aufenthaltswechsel vom Muttertier zum Meerwasser durchzumachen und dadurch auch ihre Erstlingskammern unter verschiedenen Bedingungen aufzubauen haben, die nicht ohne Einfluß auf die mechanischen Faktoren der Kammerbildung bleiben können.

Es empfiehlt sich daher, bei eventuellen Berechnungen und Kurvenzeichnungen von makrosphärischen Schalen die ersten Erstlingskammern nicht bei der Bestimmung mit einzurechnen; sie können nach anderen Werten laufen und dadurch den übrigen Kurventeil unnötig ungenau erscheinen lassen.

Der durch die Mikro- und Makrosphären in seinen Ausgangszuständen gekennzeichnete Schalendimorphismus darf wohl wegen der weiten Verbreitung von zweierlei entsprechenden Fortpflanzungsweisen bei allen, den Foraminiferen nahestehenden, anderen Protozoengruppen als ursprüngliches Gemeingut aller Foraminiferenspezies angesehen werden. Nachgewiesen ist er aber im System außer möglicherweise bei *Myxotheca*[1]) und *Shepheardella* erst von *Psammonyx* an, von wo ab er dann allerdings überall vorkommt. Möglicherweise ist bei manchen Saccamminiden (*Saccammina*) Rhabdamminiden (?) bei *Patellina* und *Discorbina*, bei denen man noch keine zwei verschiedene Größenkategorien von Embryonalkammern oder verschiedenartige mit dem Schalendimorphismus verbundene Chromatinverhältnisse gefunden hat, eine der Generationen unterdrückt (cf. Schaudinn **95** b p. 96, 97 und Winter **07** p. 105).

Trotzdem die mikrosphärische Generation dem Gesagten zufolge mit einer oft viel kleineren Embryonalkammer beginnt, pflegt sie eine weitgrößere Wachstumsenergie als die makrosphärische Generation zu entfalten. Erwachsene mikrosphärische Schalen pflegen erheblich größer zu sein, als ausgewachsene makrosphärische Schalen.

Bei *Frondicularia* beobachtete Goës (**94** p. 6 f. 1) ein Größerwerden der Makrosphären mit der Größe der Mutterkammern, in welchen sie zur Entwicklung kamen, und schloß auf eine hiermit verbundene Variation in der späteren Ausbildung makrosphärischer Schalen.

Für die Nummuliten konnte Lister (**05** p. 313) feststellen, daß die Größe der Makrosphären bei den verschiedenen Spezies dem Gesamtinhalt ihrer zugehörigen sehr verschieden großen mikrosphärischen Mutterschalen proportional ist; während die Mikrosphären bei den verschiedenen Spezies fast gleiche Größe besitzen.

Ganz allgemein sind die Megalosphären viel stärkeren Größenschwankungen ausgesetzt als die Mikrosphären.

[1]) Bei *Myxotheca* hat Schaudinn (**95** p. 76) Sporenbildung bei *Shepheardella* Schwärmerbildung beobachtet.

Anormal gebildete (oder sonst abweichend gestaltete) Schalen.

In allen Gruppen der Foraminiferen sind anormal gebildete Schalen angetroffen worden. Schon starke Wachstumsschwankungen bei der Kammerbildung können der Schale mit Unrecht[1]) oder Recht zu einem auffälligen »anormalen« Aussehen verhelfen. Manche anormale Eindellungen oder Verziehungen der Schalenwände mögen dadurch ihre Erklärung finden, daß die noch nicht völlig erstarrte Schalenwand zur Zeit ihrer Bildung durch irgend einen Mitbewohner des Meeresbodens von aussen angestoßen wurde[2]) und dann vor ihrer Erstarrung nicht mehr Zeit fand, die Delle mit Hilfe ihrer kontraktiven Spannung wieder glatt zu ziehen.

Interessanter sind aber diejenigen anormalen Schalenausbildungen, die durch **Regenerationen** zustande kommen.

1. Schalenregenerationen.

Max Verworn (**88**) hat experimentell gezeigt, daß Foraminiferen imstande sind, Verletzungen ihrer Schalen wieder auszuheilen. Selbst kleine Bruchstücke von Foraminiferen vermögen ihre Schale wieder zu regenerieren, sofern sie in ihrem Inneren Kernmaterial besitzen. (Kernlose Weichkörperstücke produzieren keine Schalen.) Das Kernmaterial wird aber frühzeitig über große Weichkörperstrecken zerstreut. Man trifft daher regenerierte Schalen gelegentlich bei ganz außerordentlich vielen Spezies an. Regenerationen sind bei Schalen von leicht zerbrechlicher Konstruktion selbstredend im allgemeinen häufiger als bei solchen von festerer Konstruktion und bei sonst gleichen Verhältnissen (d. h. gleicher Größe, gleicher Festigkeitskonstruktion usw.) bei Flachwasserformen, namentlich wenn sie in der Gezeitenzone wohnen, häufiger als bei Tiefenbewohnern, bei bodenlebigen häufiger als bei pelagischen Formen (cf. p. 22—27).

Derartige Regenerationen lassen sich auch späterhin noch deutlich erkennen und man kann von dem Aussehen der Schalen ablesen, wie die Regenerationen zustande gekommen sind; sie zeigen deutlich, daß das Regenerat ebenso wie die normale Schale von den Minimal-

[1]) Mit Unrecht dann, wenn die Wachstumsstockung als normaler Vorgang in den Entwicklungsgang der betreffenden Spezies eingeschaltet ist, wie bei *Frondicularia compta* (Taf. XXI Fig. 1, 2).

[2]) Einmal sah ich einen vorbeirennenden Copepoden (in einer flachen Glasschale unterm Mikroskop) den Hauptstamm der Pseudopodien von der Schale einer *Lieberkühnia paludosa* C. losschneiden, der dann aber von vorfließendem Plasma wieder aufgenommen wurde; jedenfalls fehlt es also den Bodenbewohnern nicht an Belästigungen, die in der oben vermuteten Weise den Kammerbau stören können.

flächen und Randwinkelgesetz beherrscht und daß diesen Gesetzen häufig der früher einheitlich durchgeführte Bauplan der Schale zum Opfer gebracht wird. Maßgebend für die Regenerate ist nicht ein dem Individuum inhärenter Bauplan, sondern die Gestalt der Bruchfläche, die Austrittsstelle der das Regenerat erzeugenden Sarkode und die konstanten Randwinkel, die sich jetzt von der Austrittsstelle aus über die hierbei als Flußfläche dienende beliebig gestaltete Bruchnarbe hinschieben, und dabei ganz ungewohnte Kammerformen veranlassen können. Aber auch der Sinn der Spirale kann wechseln, oder die Mündungen der während und nach der Regeneration neu aufgebauten Kammern können sich ganz unabhängig von der Lagerung der Mündungen im alten Schalenstück anlegen, nur weil die für die Randwinkel am leichtesten (d. h. unter dem geringsten Oberflächenverbrauch) überfließbaren Krümmungen der Schalenwunde und alten Wandteile von der das Regenerationswerk ausführenden Sarkode benutzt worden sind.



Figur XLVIII.
Jugendliche *Pulvinulina menardii* mit Regenerat auf dem Scheitel der letzten Kammer; das Regenerat, das die Wunde durchschimmern läßt, setzt sich mit dem gleichen Randwinkel auf wie die übrigen Kammern. Größe = 0,310 mm; Vergr.: 200 : 1.

Da die Schalenregenerationen in der genannten Hinsicht eine schöne Bestätigung der für den Schalenaufbau ins Gesamt erschlossenen Mechanik abgeben und da sie außerdem experimentellem Studium bequem zugängig erscheinen (M. Verworn **88**), mag ganz besonders auf sie aufmerksam gemacht werden, obgleich wir uns ein näheres Eingehen auf Einzelfälle versagen müssen. Ich habe in meiner Arbeit **03** a auf p. 227—241 Textfig. 60 bis 72 die mir aus der Literatur bekannt gewordenen Regenerationsstücke eingehend analysiert, so daß dort die Bestätigungen für meine Behauptungen abgeholt werden können [1]).

Nur eine Art von Regenerationen, die ich in etwa zwanzig Fällen bei Pulvinulinen und Globigerinen angetroffen habe, mag hier bei dem gesteigerten Interesse für Planktonformen noch kurze Erwähnung finden. Scharfrissige Wunden, die wahrscheinlich von Angriffen durch Copepoden herrühren (p. 25), erscheinen einfach dadurch wieder ausgebessert, daß die Sarkode aus der Rißwunde hervortrat und nun über derselben eine neue, blasig gebogene Schalenwand abschied, die sich auf die alte mit dem typischen Randwinkel aufsetzte (Textfig. XLVIII). Man sieht deutlich (Taf. XXVI Fig. 20 Reg.; Taf. XXX Fig. 19 a, 19 b, R.), wie bei dieser Regeneration Minimalflächenbildung und Randwinkelkonstanz zu gemeinsamer Wirkung gekommen sind, denn mit einer kleineren Regenerationsplatte hätten sich die Randwinkel nicht erzeugen lassen.

2. Doppelmonstra.

Eine weitere Kategorie von anormaler Schalenbildung ist in den, in der Literatur unter der Bezeichnung »Doppelmonstra« beschriebenen, Schalen gegeben, von denen man

[1]) Man vergleiche auch Rhumbler **02** p. 257, 258 Fußnote 2, wo der Regenerationsablauf für *Orbitolites* analysiert ist.

aber[1]) zwei ihrer Genese nach verschiedenartige Bildungen auseinanderzuhalten hat; nämlich erstens »**Spaltungsmonstra**« und zweitens **Doppelmonstra** im eigentlichen Sinne. Die erstgenannten sind nämlich aus der Spaltung der Kammerreihe eines ursprünglich einheitlichen gewöhnlichen Exemplars entstanden und besitzen, ihrer Herkunft aus einem Einzeltier entsprechend, nur eine Embryonalkammer, während die eigentlichen Doppelmonstra aus Verwachsung von ursprünglich zwei (zuweilen auch mehr als zwei) Einzeltieren entstanden sind und dementsprechend zwei (bzw. mehrere) Embryonalkammern bei genauerer Untersuchung erkennen lassen.

a) Spaltungsmonstra.

Die Spaltungen mögen zum Teil durch irgendwelche mechanische Störungen von außen her veranlaßt sein; ein anderer Teil mag vielleicht durch eine Verschiebung und Spaltung des, die Mündung durch die Neukammerblase durchstoßenden, Plasmas veranlaßt sein oder aus mehreren Poralmündungen vorfließende Sarkodepartien mögen ihren Zusammenfluß verpaßt haben; oder es mögen auch noch andere Ursachen zu derartigen Spaltungen, die bei sehr verschiedenen Foraminiferen zur Beobachtung gekommen sind, führen können. Wie sie aber im speziellen Falle auch zustande gekommen sein mögen, sobald die Spaltung in einer Kammer aufgetreten ist, bleibt sie auch im weiteren Wachstum erhalten (Taf. XII Fig. 13); denn den beiden Kammerspaltteilen setzt der Spalt bei den nachfolgenden Kammerbildungen schroffe Absturzflächen entgegen, die von der kammerbauenden Sarkode nicht überflossen werden können (cf. p. 69). Jede Spalthälfte arbeitet darum mit ihrem eigenen Flußflächensystem für sich allein weiter und es entstehen jetzt infolge der einmaligen Spaltung zwei Kammerreihen, die zusammenhanglos nebeneinander herlaufen, ohne Rücksicht darauf, daß der ursprüngliche Bauplan der Schale ein ganz andrer, einheitlicher war. Die schon zitierte Figur 13 Taf. XII zeigt ein derartiges Spaltungsmonstrum, dessen eine Spalthälfte *b* auf dem Rücken des vorhergehenden Umganges in gerade umgekehrtem Sinne herumläuft als die andere Spalthälfte, welche den Sinn der Spirale beibehalten hat, den die ursprüngliche, einheitliche Schalenpartie eingeschlagen hatte. Es handelt sich bei diesem Exemplar um eine *Peneroplis*, und man darf allgemein sagen, daß Spaltungsmonstra bei Formen mit Mündungsporen, Poralmündungen und siebförmigen Mündungen häufiger zu sein pflegen, als bei solchen mit einfachen Mündungen, was sicherlich damit im Zusammenhang steht, daß zuweilen die aus den Mündungsporen vorgetretenen Sarkodepartien durch zu frühes Festwerden der Schalensubstanz oder aus sonstigen Gründen »nicht miteinander verschmelzen«; so sind mir aus der Literatur folgende hierherzurechnende Beispiele bekannt: *Polystomella strigilata* (F. u. M.) bei M. Schultze **54** t. 5 f. 14, 15; *Bigenerina robusta* Brady bei Brady **84** t. 45 f. 15, 16; *Peneroplis pertusus* Forsk. bei Dreyer **98** t. 4 f. 194, 203, 205—207, 212, 213, 215, 217; *Polystomella crispa* L. bei Rhumbler **03**a p. 233 f. 64.

Auch die sogenannten »laciniaten« Bildungen bei Orbitolites sind nichts weiter als derartige aus der Schalenscheibe hervorragende Spaltungen, die (durch Störungen im Zusammenfließen der, aus den einzelnen Mündungsporen während des Kammerbaues hervorfließenden, Sarkodepartien veranlaßt) nach Maßgabe ihrer eignen Flußflächensysteme weitergebaut werden,

[1]) Rhumbler **02** p. 234.

ohne Rücksicht darauf, daß sie ein unnötiges Plus der Schale darstellen. Daß aber Schalenspaltungen auch bei Formen mit einfachen Mündungen vorkommen können, beweist beispielsweise die von Williamson **58** t. 2 f. 49 abgebildete *Dentalina legumen* L.

Die Spaltschalen können echten Doppelschalen sehr ähnlich sehen, und bei allen Abbildungen der Literatur, in denen sich die Zahl der Embryonalkammern nicht erkennen läßt, oder wo sie nicht im Text angegeben wird, läßt sich schwer entscheiden, ob es sich in einem speziellen Falle um eine solche Spaltschale oder um eine echte Doppelschale handelt.

b) Echte Doppelschalen bzw. Mehrfachschalen.

Echte Doppelschalen sind aus der Verschmelzung von zwei oder mehr Einzelschalen entstanden und besitzen dementsprechend zwei oder mehr Embryonalkammern.

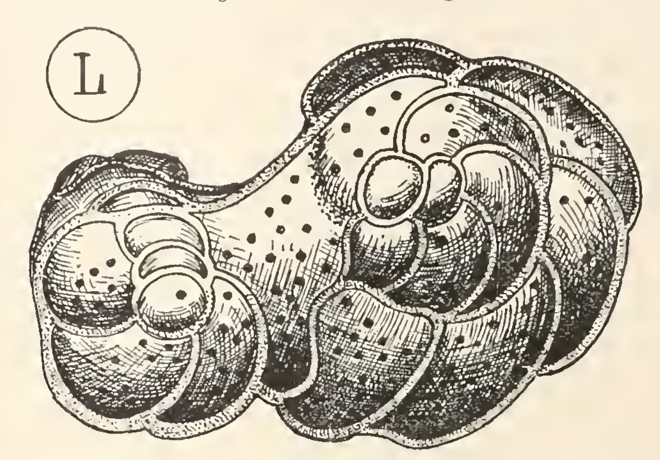
Ohne Rücksicht auf die Zahl der Verschmelzlinge, die eine Doppel- oder Mehrfachschale zur Ausbildung gebracht haben, unterscheidet man univalente und bivalente bzw. plurivalente Doppelschalen, je nachdem, ob die Verschmelzlinge nach ihrer Verschmelzung ihre »postjugalen« Kammern nach einem gemeinsamen Bauplan weitergeführt haben, so daß der nach ihrer Vereinigung entstandene »postjugale« Schalenteil den Eindruck einer gewöhnlichen Einzelschale macht, oder ob, bei bivalenten bzw. plurivalenten Schalen, jeder Verschmelzling nach der Verschmelzung mehr oder weniger unabhängig von den andern nach eigenem Bauplan weiter gearbeitet hat, so daß die Doppelschale dann wie aus mehreren Einzelschalen, die nur an bestimmten Stellen verschmolzen sind, zusammengesetzt erscheint.



Figur XLIX.
Univalente Doppelschale von *Orbitolites duplex* C. Größe = 2,1 mm; Vergr.: 35 : 1.

Univalente Doppelschalen werden in der weitaus größten Überzahl der Fälle nur dann gebildet, wenn Embryonalkammern oder ganz jugendliche Exemplare miteinander verschmelzen (Textfig. XLIX) und bei der postjugalen Kammerbildung ihre zur Kammerbildung vortretende Sarkode zusammenfließen lassen; die zusammengeflossene Masse verhält sich dann auf den Flußflächen wie die kammerbauende Sarkode eines Einzelindividuums. Bei *Orbitolites* werden Embryonalkammern oder sehr jugendliche Exemplare ausnahmsweise auch von älteren Schalen in ihr Gefüge so eingeschmolzen, daß der postjugale Schalenteil als eine einheitliche *Orbitolites*-Scheibe erscheint und somit die Doppelschale alsdann auch in diesem Falle als univalent angesprochen werden muß. Immer befindet sich hierbei wenigstens der eine der Verschmelzlinge, der bei den postjugalen Kammern seine Individualität nicht zum Ausdruck zu bringen vermag, im Zustand eines soeben frei gewordenen Embryos oder doch sehr jugendlichen Tieres, dessen Sarkode einfach diejenige des anderen Verschmelzlings vermehrt, ohne erhebliche Störungen in der Einheitlichkeit der postjugalen Schalenanlage zu verursachen.

Bivalente Doppelschalen bzw. plurivalente Mehrfachschalen entstehen, wenn zwei bzw. mehrere »ältere« Individuen zur Verschmelzung kommen. Die zum Kammerbau vorgeschickten Sarkodemassen haben durch die quantitative Zunahme des Mündungsplasmas in den späteren Kammern eine so große elastische Widerstandskraft erhalten (cf. p. 78), daß sie bei dem gemeinsamen Aufbau der Verschmelzungszone nur partiell verschmelzen, im übrigen aber ihre Kammerform und die Lage ihrer Mündungen beibehalten; sie bauen daher jede vor ihrer eigenen Mündung postjugal weiter und erzeugen dadurch zwei oder mehr Schalen, die nur mehr oder weniger große Kollisionskammerstrecken gemeinsam haben[1]) (Textfig. L).



Figur L.
Bivalente Doppelschale von *Discorbina valvulata* (d'Orb). Größe = 0,57 mm; Vergr.: 112 : 1.

Während Embryonalkammern oder noch ganz jugendliche Schalen spontan miteinander verschmelzen zu können scheinen und darum univalente Doppelschalen bei sehr verschiedenen, auch bei freilebenden Formen zur Beobachtung gekommen sind, z. B. bei *Reophax, Jaculleła, Globigerina* neben den festgewachsenen Orbitoliten und eventuell festgehefteten Vaginulinen, verschmelzen ältere Schalen im Einklang mit der angedeuteten Mechanik nur dann, und zwar immer zu plurivalenten Doppelschalen, wenn sie festsitzen, wenn sie also einer Zwangsverschmelzung unterliegen[2]). Sie fallen der Verschmelzung anheim, weil sie sich in ihrer Jugend so dicht aneinander auf der Unterlage festgesetzt haben[3]), daß sich Teile ihrer durch die Schaumspannung elastisch reagierenden Sarkode während der Kammerbildung gegeneinanderpressen, ohne daß sich ihre kollidierenden Schalen von ihrer Unterlage loslösen können. Derartige plurivalente Doppelschalen sind seither nur von festsitzenden *Orbitolites*- und *Discorbina*-Arten bekannt.

Unter den bivalenten Doppelschalen von *Orbitolites* kommen auch solche vor, die aus der Verschmelzung einer makrosphärischen mit einer mikrosphärischen Schale entstanden sind (Rhumbler **02** p. 229 t. 8 Photo 36); meist handelt es sich sonst gemäß der numerischen Überlegenheit von makrosphärischen um Verschmelzung von makrosphärischen, selten von mikrosphärischen Schalen.

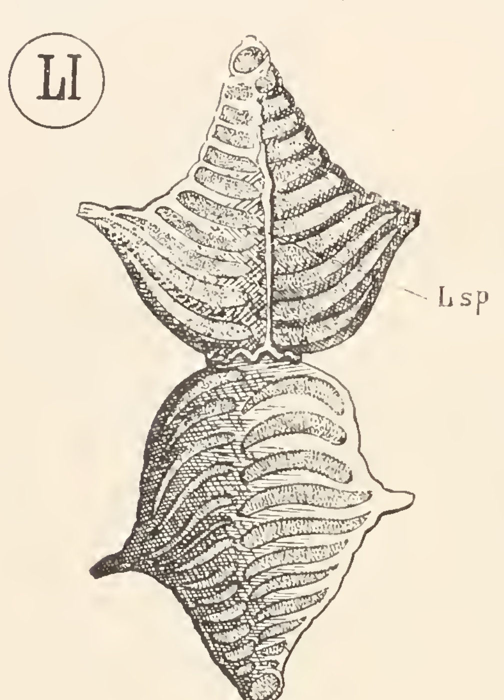
[1]) Die genaue mechanische Analyse dieser Vorgänge habe ich in meiner *Orbitolites*-Arbeit (Rhumbler **02**) gegeben.

[2]) Nach Jensens Erfahrungen an *Orbitolites* (Jensen **95**) gehen sich die Pseudopodien älterer Schalenbewohner gegenseitig aus dem Wege und können erst durch längeres Aneinandergewöhnen in Zwangslage zum Zusammenfluß gebracht werden, während eben ausgekrochene ganz jugendliche Tiere, namentlich wenn sie aus derselben Mutter herstammen, sehr leicht spontan ihre Pseudopodien zusammenfließen lassen.

[3]) Ein dichtes Zusammensitzen von *Orbitolites*-Scheiben zeigt Taf. XIV Fig. 1; eine viel instruktivere Abbildung ganz jugendlicher zusammensitzender Individuen findet sich bei Rhumbler (**06**a t. 4 f. 41, 42).

c) Koppelschalen.

Die Koppelschalen dürfen nicht mit den vorher besprochenen Doppelschalen verwechselt werden; sie sind aus Einzelindividuen entstanden, die ihre Schalen miteinander verlöten, nach der Verlötung aber nichts neues »Gemeinsames« der Schale zufügen, sondern höchstens frühere Schalenteile resorbieren, um den plastogamischen Zusammenfluß der Zelleiber zu erleichtern und Kalk für die eventuell nachfolgende Brut zu gewinnen (cf. p. 156). Ihnen fehlt das allen Doppelschalen zukommende Kriterium des postjugalen Weiterbaues der gemeinsam gewordenen Schale, und mit diesem Fehlen der gemeinsamen Arbeit ist auch die Frage sinnlos, ob diese Koppelschalen univalent oder bivalent sind; es sind eben bloß zwei miteinanderverkoppelte sonst selbständige Schalen (Textfig. Ll).



Figur Ll.
Koppelschale von *Textularia folium* P. et I. *Lsp.* = Pseudochitinlängsspange; Größe = 0,74 mm; Vergr.: 125 : 1.

Bekannt sind solche Koppelschalen von *Textularia folium* P. et I. (Moebius **82** p. 92; Brady **84** p. 357 t. 42 f. 5; Rhumbler **98** p. 82—86). von *Patellina* und *Discorbina* (Schaudinn **95**a p. 181, 188), von *Bulimina* (Lister **03** p. 126 f. 54; Sidebottom **05** p. 11 t. 2 f. 8—12), von *Spirillina* (Rhumbler **98**a p. 82 und **06** p. 32 t. 2 f. 7).

Bei *Spirillina*, *Patellina* und *Discorbina* ist Brutbildung zwischen den aneinandergehefteten Schalen beobachtet worden; bei *Textularia* und *Bulimina* dagegen noch nicht. Bei *Patellina* fand Schaudinn zuweilen auch mehr als zwei, nämlich bis zu fünf Schalen zur Brutbildung miteinander vereinigt. Die Schalen von *Bulimina* sind durch einen braunen Pseudochitinring verkittet (Sidebottom loc. cit.); auch bei *Textularia folium* läßt sich zuweilen ein solcher beobachten, zu dem hier überdies noch eine Längsspanne (*Lsp* Textfig. Ll) treten kann.

Das Alter der zusammengetretenen Schalen kann bei *Textularia folium* und bei *Bulimina* außerordentlich verschieden sein.

Einfluß der Außenwelt auf die Schalen; Anpassungen und Parasiten.

A. Physikalische Einflüsse der Außenwelt.

1. Eventueller Einfluß der Unterlage auf die Schalengestaltung festsitzender Formen.

Es gibt Foraminiferen, die auf irgend einer toten oder auch lebenden Unterlage, z. B. auf einem Steinchen (Taf. IX Fig. 16, 17) Muschelschalenstückchen und dergl. (Taf. I Fig. 1, 2; Taf. IV Fig. 5) oder auf einem Tange (Taf. XIV Fig. 1), einer Bryozoe, einem Hydrozoenstöckchen, auf Elytren von Polychaeten, auf anderen größeren Foraminiferenschalen (Taf. IV Fig. 1), auf Krebspanzern usw. usw. festgewachsen sind.

Derartige Formen zeichnen sich sehr häufig durch eine starke Abplattung auf der Ansatzfläche und meist auch durch stark verzogene und unregelmäßig gestaltete Kammern aus (Taf. XXVI Fig. 4; Taf. XXVIII Fig. 25), die sich der Unterlage dicht anschmiegen; sie machen im Ganzen einen primitiven Eindruck, weil die Regelmäßigkeit der Aufrollung, welche höhere Formen zu charakterisieren pflegt, bei ihnen fehlt.

Selektionistisch läßt sich das daraus verstehen, daß die Unterlage ihnen soviel Halt und Stütze gewährt, daß bei ihnen entweder keine weitere Festigkeitssteigerung gezüchtet zu werden braucht — sie bleiben also leicht auf niederen Ausbildungsstufen stehen und sind dann wirklich als primitive Formen anzusprechen (Taf. IV Fig. 1, 5; Taf. IX Fig. 16, 17) —, oder daß eine vorher vorhandene durch die Aufrollungsweise bedingte Festigkeitskonstruktion wieder verloren geht, weil die Festigkeitsauslese dann nicht mehr mit alter Strenge auf die Kammeranordnung wirkt — sie sinken dann von der Höhe der Baukonstruktion ihrer nächsten Verwandten herab und sind dann als sekundär rückgebildete Formen anzusprechen (Taf. XXVI Fig. 4; Taf. XXVIII Fig. 25, 29), so bei manchen Truncatulinen, Planorbulinen und Discorbinen, bei *Polytrema, Rupertia* und *Carpenteria*[1]).

Mechanisch erklärt sich die Abplattung durch die Unterlage folgendermaßen: Die abgeschiedene Schalensubstanz muß eine besonders große Adhäsion zu der jeweiligen Unterlage besitzen (sonst würde sie eben auf der Unterlage nicht festhaften). Die große Adhäsion zur Unterlage reicht aber aus, die Abplattung der Ansatzwandfläche der Schale mechanisch

---

[1]) Für derartige Formen gilt das biogenetische Grundgesetz, da sie einer besonderen Festigkeitssteigerung am Primordialende nicht bedürfen; sie sind ihrer höheren Herkunft entsprechend zumeist am Primordialende regelmäßig spiral gekammert.

ohne weiteres verständlich zu machen. Die Adhäsion zwischen Schalensubstanz und Unterlage ist so groß, daß sich die Schalensubstanz der Unterlage dicht auflegt, weil sie die Unterlage nicht ihrer Krümmung entsprechend zu biegen vermag und weil durch die große Adhäsion gleichzeitig ihre eigene Oberflächenspannung an dem Kontakt mit der Auflagefläche herabgemindert wird. [Es gilt hier die gleiche Mechanik, die ich früher für festsitzende Süßwassertestaceen durch künstliche Experimente belegt habe (cf. Rhumbler **98** p. 296, 297; t. 6 Photo N).]

Die Verziehungen der Kammern bei den festgewachsenen Formen erklären sich in ganz analoger Weise: die meist unregelmäßig gestaltete Unterlage verzieht die Schalenansatzfläche durch ihre starke Adhäsion, und die an den Ansatzrändern unter einem bestimmten Randwinkel aufsteigenden peripheren Seitenwände können keine regelmäßige Kammerform erzeugen, wenn die Ansatzflächen unregelmäßig sind.

Besitzt eine heterogene Unterlage an verschiedenen Stellen eine verschiedene Adhäsion zur Schalensubstanz, dann wird obendrein noch an verschiedenen Stellen der mit der Unterlage von den Kammerwänden gebildete Randwinkel verschieden sein müssen, so daß noch weitere Kammerverzerrungen durch Ungleichheit der Ansatzwinkel zu den vorhergenannten, auf die Unebenheit der Auflagefläche zurückgeführten, hinzukommen können.

Die gegebenen Erörterungen gelten natürlich nur für solche Foraminiferen, deren Schalenwand direkt der Unterlage aufliegt, die also, wie man zweckmäßig sagt, »festgewachsen« sind; sie gelten nicht für bloß »festsitzende« oder »festgeheftete« Formen, die sich nur mit ihren Pseudopodien oder sonstigen, nicht der Schalenwand selbst zugehörigen, Bindemitteln auf der Unterlage festhalten, oder die einen intimeren Halt auf der Unterlage dadurch erzielen, daß sie ihre Gesamtschale in eine gelatinöse, zeltartige, meist mit Steinchen, Nahrungsabfällen und ausgestoßenen Exkretkörnchen besetzte und zuweilen mit besonderen Röhren zum Auslassen der Pseudopodien ausgestattete Hülle einschließen, die dann auf der Unterlage anhaftet und die Schale dort festhält, »festzeltet« wie man kurz sagen kann, ohne daß eine Ansatzabplattung der Schale selbst damit verbunden zu sein braucht (cf. p. 97 und Textfig. XXVII, XXVIII p. 96). Derartige Festzeltungen kenne ich bei Textularien, Valvulinen, Trochamminen, Orbitoliten und manchen Miliolinen. Im übrigen kann sich auch eine »festgewachsene« Schale noch sekundär umzelten, wie man das z. B. nicht selten, aber keineswegs immer bei *Truncatulina lobatula* W. et I. beobachtet (cf. H. B. Brady **84** t. 115 f. 4, 5).

2. Übt die Schwerkraft auf Kammergestalt und Schalenform einen Einfluß aus?

Irgendwelcher Einfluß der Schwerkraft auf die Gestalt der einzelnen Kammern und dadurch der ganzen Schalen ist bei den weitaus meisten, vor allem bei allen höheren Foraminiferen nicht nachweisbar; die Kammern können sich in allen Richtungen des Raumes aneinanderlagern, ohne daß die Richtung der Schwerkraftwirkung durch irgendwelche Besonderheiten im Kammerbau ausgezeichnet wäre, was doch der Fall sein müßte, wenn die Schwerkraft formbestimmend in den Kammerbau mit eingriffe.

Nur einzelne niedere Foraminiferen, die den sandschaligen Astrorhizinen zugehören, dann die *Psammonyx* Doederleins (Taf. III Fig. 1—23), mögen ihre niedergedrückte Gestalt durch

Schwerkraftwirkung erhalten haben. Diese Foraminiferen bauen sich nämlich ihre Schalen aus Sanddecken von vergleichsweise recht erheblicher Dicke zusammen und die Schwere des Materials wird durch die Spannung der Oberfläche des unterliegenden Weichkörpers, die offenbar überhaupt nicht sehr groß ist, nicht völlig kompensiert werden können, so daß eine Abplattung als Notwendigkeit resultiert. Hiermit im Einklang steht, daß es vor allen Dingen Formen mit auffallend großem Schalendurchmesser sind, wie *Astrorhiza limicola* Sand. und *Psammonyx vulcanicus* Doed., welche diese Abplattung aufweisen, denn bei Formen mit großem Durchmesser wird ceteris paribus die Spannung der Oberfläche geringer, also der Schwerkraft gegenüber weniger widerstandsfähig sein, als bei Formen mit kleinerem Durchmesser, und daß außerdem die Abplattung um so mehr zurücktritt, je dünner die Sanddecke (also auch das auf den Weichkörper drückende Gewicht der Sanddecke) wird: bei höheren sandschaligen Formen, die ihre Schalenwand aus einer bloß dünnen Schicht von Steinchen zusammensetzen, macht sich eine Schwerkraftwirkung ebensowenig merkbar als bei den kalkschaligen Formen. Im übrigen läßt sich natürlich ohne darauf gerichtete, bis jetzt noch fehlende Experimente nicht entscheiden, ob im Einzelfalle eine Abplattung der Schale durch Schwerkraftwirkung oder durch anomogene Spannung hervorgebracht worden ist.

Die Unabhängigkeit der Kammeranlagen von der Schwerkraftwirkung, die also unbedingt für die Mehrzahl der Foraminiferen gilt, läßt sich auf zweierlei Weise erklären. Entweder ist erstens das spezifische Gewicht der zur Kammerbildung austretenden Sarkode ebensogroß wie dasjenige des umgebenden Meerwassers, so daß der vorgetretene Sarkodeteil nach dem archimedischen Prinzip genau ebensoviel Gewichtsteile Wasser verdrängt, wie er selbst besitzt, und darum keine Übergewichtswirkung der Sarkode eintreten kann. Die vorgetretene Sarkodemasse kann dann aus sich heraus alle denkbaren Formen annehmen, ohne daß sie durch die Schwerkraft verzogen werden könnte. Oder zweitens: die Spannungen der Sarkode, welche die Kammerform hervorbringen, sind so groß, daß etwa vorhandene Differenzen im spezifischen Gewicht der austretenden Sarkode einerseits und des Meerwassers andererseits gegen diese Spannungen gar nicht in Betracht kommen, sondern von diesen Spannungen überwunden werden.

Diese beiden Möglichkeiten scheinen sich bei der Kammerbildung in der Weise zu kombinieren, daß das spezifische Gewicht der Sarkode zur Zeit der Kammerbildung demjenigen des Meerwassers durch Herabminderung besonders angeglichen wird, und die Spannung der Oberflächenschicht der Neukammerblase durch Aufquellung der von ihr eingeschlossenen kammerbauenden Sarkode gleichzeitig verhältnismäßig groß wird.

Das Vortreten der Sarkode zur Kammerbildung ist nämlich mit einer Aufquellung der Sarkode verbunden, und da diese Aufquellung, d. h. Volumvergrößerung, notwendig mit einer Wasseraufnahme von außen verknüpft sein wird, so ist es sehr wahrscheinlich, daß der Eintritt des Wassers in die Sarkode das spezifische Gewicht der Sarkode in der von Verworn (**91** p. 47; **93** p. 155) und Brandt (**95**) für Radiolarien ausgearbeiteten Weise herabmindert und es demjenigen des umgebenden Meerwassers gleich oder wenigstens sehr ähnlich macht. Diese Gleichmachung wird nicht sehr viel Umstände erfordern, da das spezifische Gewicht des Protoplasmas an und

für sich nie sehr viel größer als 1 angenommen werden darf[1]), und dasjenige des Meerwassers ja auch schon um einiges größer als 1 ist. Natürlich muß auch hier, wie Brandt näher auseinandergesetzt hat, das Wasser, das eintritt, leichter als das Meerwasser sein, die im Meerwasser gelösten Salze dürfen, kurz gesagt, nicht mit in die Sarkode eintreten. Für einen Übertritt von unverändertem Meerwasser in die Sarkode ließe sich außerdem auch keine mechanische Erklärung finden, während die Einfuhr von chemisch reinem Wasser auf Grund der osmotischen Gesetze sich leicht durch osmotisch wirksame Stoffe erklärt, die während der Abscheidung der Schalenwand in Wirksamkeit treten, wovon später noch die Rede sein soll.

Während demnach die Schalenform im allgemeinen von der Schwerkraft unbehelligt bleibt, wäre es denkbar, daß einzelne festsitzende Formen wie die Rhabdamminiden der Gattung *Haliphysema* und *Hyperammina arborescens* und einige Rotaliariden, wie *Polytrema*, *Carpenteria* u. ä., die ihre Schalen säulen- oder baumartig von der Unterlage erheben, in ihrer Aufstellung durch Schwerkraftwirkung, also kurz gesagt, durch negative Geotaxis, beeinflußt würden. Es ist aber bis jetzt noch nicht festgestellt, ob diese Formen sich immer in die Richtung der Schwerkraft einstellen oder ob sie sich etwa nur senkrecht auf ihrer Unterlage aufbauen, so daß sie etwa bei lotrecht stehender Unterlage auch horizontale oder sonst welche Lagerung zur Schwerkraftrichtung einnehmen könnten.

3. Temperatur.

Es war mir bei Feststellung der Größengrenzen der einzelnen Foraminiferenspezies aus der Literatur schon seit längerer Zeit aufgefallen, daß die Maßangaben, die Goës (**94**) von den skandinavischen und nordischen Vertretern vieler Spezies gibt, erheblich größere Werte verzeichnen, als diejenigen, die andere Forscher, beispielsweise Egger (**93**), für Vertreter der gleichen Spezies aus wärmeren Breiten angeben. Anfänglich glaubte ich, daß Goës mit irrtümlich geeichtem Mikrometer gemessen habe; seine Größenangaben über die Foraminiferen der zentralamerikanischen Westküste (Goës **96**) zeigen aber im allgemeinen ein ähnliches Überschreiten der von Anderen angegebenen Größen nicht: am Mikrometer konnte es also doch wohl nicht gelegen haben. Im Jahre 1899 brachten Schaudinn und Römer (**99** p. 236) dann die Mitteilung, daß es eine Eigenschaft der arktischen Tiere sei, eine bedeutendere Größe zu erreichen als ihre Artgenossen oder Verwandten in niederen Breiten. »Selbst unter den Foraminiferen wurden solche Riesenexemplare beobachtet. Eine *Miliolina tricarinata* aus der tiefen Rinne der Hinlopenstraße z. B. war 5 mm lang, während diese Art im Mittelmeer selten die Größe von 1 mm überschreitet;« auch große sandschalige Astrorhiziden werden erwähnt (loc. cit. p. 238).

Als ich später das Foraminiferen-Material der Südpolar-Expedition der »Gauss« erhielt, fiel mir sofort wieder die Größe auch der »antarktischen« Stücke auf, und zwar vor allen Dingen diejenige arenoser Formen, vorwiegend der Saccamminiden, Rhabdamminiden, Nodosinelliden und Trochamminiden, dann auch diejenige von Cornuspiren und Miliolinen. Das Großsein

[1]) Jensen (**93**) bestimmte das spezifische Gewicht des Infusors *Paramaecium aurelia* zu 1,25. — Vgl. auch Max Verworn: »Allgemeine Physiologie«, 5. Aufl., 1909 p. 139.

ist also zunächst keine typisch arktische, sondern auch eine antarktische, mit andern Worten die Schalen der kalten Breiten auszeichnende, Auffälligkeit[1]).

Es kann demnach keinem Zweifel unterliegen, daß sehr viele Spezies oder Gattungen, die eine über kalte und warme Gegenden ausgedehnte Verbreitung besitzen, in den kälteren Gegenden ihre Vertreter zu auffällig größeren Individuen heranwachsen lassen als in den wärmeren Gegenden.

Diese auffällige Erscheinung gilt auch für Süßwasserrhizopoden, das bezeugt Awerinzew (**07**a p. 112), der bei seinem Aufenthalte jenseits des Polarkreises ein reichhaltiges Material von Süßwassertestaceen sammelte, untersuchte und »die Tatsache feststellen konnte, daß die Dimensionen der Gehäuse bei den meisten Rhizopoden aus den Gewässern der kalten Zone durchschnittlich größer sind als bei den gleichen Arten aus den Gewässern der gemäßigten Zone«.

Man wird hier unmittelbar an die Versuche erinnert, die in dem Richard Hertwigschen Institut über den Einfluß der Temperatur auf die Zellgröße (und die Kerngröße) ausgeführt worden sind (R. Hertwig **03** und **08** p. 14). Es stellte sich hierbei nämlich heraus, daß nicht nur die Blastomeren von sich furchenden Seeigeleiern[2]), sondern auch frei lebende Protozoen in Kältekulturen nicht unerheblich größer ausfallen als in Wärmekulturen; so fand Popoff (**08** p. 321) bei dem Infusor *Stylonichia mytilus* ein durchschnittliches Körpervolumen von 288,99 μ^3, wenn die Kulturen bei 25° C, von 531,95 μ^3, wenn sie bei 17—19° C, und schließlich von sogar 705,76 μ^3, wenn die Kulturen bei nur 10° C gezüchtet worden waren; ähnliche Abhängigkeitsverhältnisse der Größe von der Temperatur wurden bei den Infusorien *Dileptus* und *Frontonia leucas* angetroffen. Die Reaktion der Größenverhältnisse auf die Temperatur tritt sehr prompt ein, schon bei der ersten Teilung der, in eine kältere Kultur übertragenen, Tiere zeigt sich die Größenzunahme (Popoff **08** p. 305). Die Kältewirkung scheint eine unmittelbare, den Baustoffwechsel auf Kosten andrer Stoffwechseläußerungen (Betriebstoffwechel, Fortpflanzung usw.) begünstigende zu sein.

Die Größenzunahme in der Kälte geht, wie bei den Seeigelblastomeren, auch bei den Infusorien mit einer langsameren Teilung Hand in Hand; sie hat bei den Infusorien aber natürlich außerdem eine gesteigerte Körpersubstanzzunahme zwischen den einzelnen Teilungen zur Voraussetzung; die Tiere werden also nicht etwa bei den späteren Teilungen wieder kleiner.

In Analogie mit diesen Erfahrungen wird man vermuten dürfen, daß die aus kälteren Wohngebieten stammenden Vertreter von Foraminiferenspezies und Gattungen in der Regel zwar größere Dimensionen erreichen, sich aber vermutlich weniger rasch (wenigstens soweit einfache

[1]) Es mögen hier einige Beispiele für die Größe antarktischer Exemplare genügen; ich fand folgende Maximalgrößen, während die eingeklammerten Zahlen die seither beobachtete Maximalgrößen (in mm) angeben: *Astrorhiza angulosa-granulosa* Brady = 14,7 (6); *Astrorh. crassatina* Brady = 11 (10); *Tholosina laevis* nov. [= *bulla* affin.] = 2,1 [0,7]; *Psammosphaera fusca* F. E. Schulze = 4,4 (4); *Saccammina sphaerica* M. Sars = 5,1 (3,5); *Jaculella acuta* Brady = 57 (25); *Reophax margaritaria* nov. [= *Reoph. pilulifera* Brady affin.] = 7,5 [2,5]; *Reophax cylindrica* Brady = 10 (3,6); *Haplophragmium rotulatum* Brady = 0,71 (0,56); *Trochammina conglobata* Brady = 2,1 (1,25); *Biloculina depressa* d'Orb = 3 (2); u. a. m.

[2]) Die sich entsprechenden Stadien aus Kältekulturen haben größere Zellen als die aus Wärmekulturen, allerdings auch eine geringere Zahl von Zellen; vgl. hierzu K. Peter **05**; H. Marcus **06**; Rh. Erdmann **08**.

oder modifizierte eigentliche Zellteilungen dabei in Frage kommen) vermehren werden als ihre aus wärmeren Gebieten stammenden Art oder Gattungsgenossen; daraus ließe sich dann eine plausibele Erklärung dafür ableiten, daß die Formen des Kältewassers vorwiegend noch auf der niederen Stufe der Sandschaligkeit stehen und höhere Formen, die etwa den kalkschaligen Rotaliariden mit kompliziertem Kanalsystem gleichstufig zu erachten wären, auch im sandschaligen Zustand überhaupt nicht entwickelt haben. Bei der verlangsamten Vermehrung im Kältewasser wurden der Zuchtwahl in Summa durch die Zeiträume hindurch nicht so viel Varianten oder Mutanten vorgesetzt, als im wärmeren Wasser, wo eine schnellere Vermehrung häufiger Gelegenheit für die Erzeugung von Neuartigem bietet[1]). Die Kälteformen sind darum bei der Evolution im Nachtrab geblieben; sie sind zwar an Zeitdauer vielleicht ebenso alt als die Wärmeformen, sie sind aber in bezug auf die Zahl der Generationenfolgen hinter den Wärmeformen noch weit zurück.

Selbstverständlich wird man erwarten dürfen, daß nicht nur die Höhe der geographischen Breite ihre Kältewirkung durch eine Vergrößerung der Individuen zum Ausdruck bringt, sondern daß auch die Kälte der tieferen Meeresschichten die gleiche Erscheinung hervorruft. Diese aprioristische Vermutung läßt sich zurzeit auf Grund folgender Erfahrungen stützen.

Erstens: Die größten Individuen von Planktonforaminiferen, die mir vorgelegen haben, stammten aus größeren Tiefen; es sind die beiden Taf. XXXVII Fig. 9 u. 10 abgebildeten Exemplare von *Hastigerina digitata,* von denen die erste, eine Riesin unter den Globigerinen von 5 mm, aus 2000 m Tiefe, die andere mit 3,7 mm (beide ohne Stacheln gemessen) immer noch von auffälliger unvermittelter Größe aus einer Tiefenschicht von 600 bis 800 m (Schließnetzfang) stammt.

Häcker (**06** p. 274) fand in Übereinstimmung hiermit, daß bei den meisten tripyleen Radiolarien der Schalendurchmesser mit zunehmender Tiefe wächst. Er vermutet, daß dieser Zusammenhang zwischen Tiefe und Schalengröße darin begründet ist, »daß im wärmeren und folglich dünneren und weniger zähen Oberflächenwasser das Volumen im Interesse des Schwebevermögens eingeschränkt werden muß, während im kühleren Tiefenwasser der Volumvergrößerung keine derartige Grenze gesetzt ist[2])«. Diese Vermutung trifft aber nur die selektionistischen Externfaktoren (cf. p. 3) des Größerwerdens; allem Anschein nach wirkt unmittelbarer in erster Linie die niedrige Temperatur direkt als größenvermehrender physiologischer Faktor auf die betreffenden Formen ein.

Dieses Größersein in der Tiefe verträgt sich mit der später festgestellten Beschränkung des Kalkabscheidungsvermögens mit fallender Tiefentemperatur erstem Eindruck entgegen sehr wohl, denn die Erzeugung größerer Kammern erfordert »relativ« weniger Kalk als diejenige von kleinen Kammern, weil die Oberfläche, auf der die Schale zur Abscheidung kommt, nur mit dem Quadrat, der Kammerinhalt aber, d. h. die Quantität der den Kalk secernierenden

---

[1]) Außerdem wäre auch daran zu denken, ob nicht etwa die höhere Temperatur an sich schon die Variabilität und hierdurch auch die Weiterdifferenzierung der Spezies fördert. (cf. z. B. C. A. Kofoid **07** p. 246 oder Wesenberg-Lund **08**, zitiert nach dem Referat von Steinmann **09** p. 595. 596).

[2]) Vgl. auch Häcker (**04** p. 593); ferner Wolfg. Ostwald (**03** p. 481) und Chun (**03** p. 78).

Sarkode mit der dritten Potenz der Kammerradien zunimmt; es muß also einer Foraminifere um so leichter fallen auch in Tiefenkälte noch Kalk auszufällen, je größer sie wird, bzw. je größer sie von Haus aus anfängt[1]), und je rascher sie dabei ihre Kammerdurchmesser anwachsen läßt, d. h. mit andern Worten, je steiler die Größenprogression ihrer Kammern ist.

Zweitens: Außer den oben für die Antarktis genannten Sandschalern, Cornuspiren und Miliolinen finden sich in den höheren Breiten auch besonders große Vertreter von Nodosarien und Cristellarien, die wiederum wie Riesen gegen ihre Artgenossen aus dem flacheren Wasser wärmerer Breiten erscheinen; im tieferen Wasser, um etwa 500 m Tiefe herum, treten sie aber auch in denselben wärmeren Breiten in gleichem Riesenformat auf; so erreicht beispielsweise *Cristellaria rotulata* Lamck. in der Nordsee selten mehr als etwa 1 mm Durchmesser; Goës bildet aber neben derartigen Nordsee-Exemplaren (Goës **94** t. 10 f. 563, 564, 569, 570) Schalen von 3—4,25 mm Durchmesser dieser Spezies ab, die einerseits von Spitzbergen und Norwegen und andererseits aus dem karibischen und azorischen Meer, hier aber aus Tiefen von 300—500 m, stammen. Grönländische Exemplare der *Nodosaria pauperata* d'Orb. aus 380—530 m Tiefe sind 1—5,30 mm lang (loc. cit. t. 12 f. 674—683); solche, die von den Azoren und dem karibischen Meer aus 540—550 m Tiefe stammen (Goës **94** t. 12 f. 685), erreichen sogar eine Länge von 11,75 mm[2]). Die längste aller von Goës abgebildeten Nodosarien, eine *Nodosaria seminuda* Reuß (loc. cit. t. 13 f. 700) weist eine Länge von 17 mm auf, wird aber laut Text (loc. cit. p. 71) am gleichen Fundort sogar bis 22 mm; sie stammt aus dem karibischen Meer aus 530 m Tiefe u. dgl. m.

Man sieht, Alles spricht dafür, daß Kälte eine ganze Anzahl von Foraminiferen größer macht[3]), einerlei ob es sich um Breitenkälte oder Tiefenkälte handelt und unbeschadet dessen, daß das Temperaturoptimum der Kälte bei den betreffenden Formen darum nicht auf gleicher Temperatur zu stehen braucht. Als Gegenprobe hierzu mag erwähnt werden, daß ich bei einer vorläufigen Durchsicht der Tiefsee-Fänge der »Maja« aus dem Mittelmeer, das bekanntlich auch an seinen tiefsten Stellen noch die hohe Bodentemperatur von ca 13° C aufzuweisen hat[4]), geradezu Miniaturausgaben von mehreren sandschaligen Formen antraf, die in den Fängen aus den antarktischen Tiefen der Gauss als Riesen vorhanden waren. Näheres und Bindendes kann jedoch erst in der Bearbeitung des betreffenden Materials mitgeteilt werden.

Es wäre aber trotzdem irrig zu behaupten, daß alle Kältebewohner unter den Foraminiferen groß seien oder daß etwa »große« Formen nur in Kältebezirken vorkommen könnten.

[1]) Die Embryonalkammern der beiden Hastigerinen ließen sich nicht einwandfrei messen, da sie nur undeutlich durch die späteren Kammern hindurchschimmerten, doch glaube ich sie nach einer Aufhellung im Zentrum auf ca 50 μ abschätzen zu dürfen.

[2]) Chun (**00** p. 227) bildet eine nodosaroide Form ab, die, sofern sie nicht etwa fein arenos ist, zu *Nodosaria boueana* d'Orb. zu zählen sein dürfte; sie muß etwa 9,5 mm lang gewesen sein und stammt aus einer Tiefe von 4630 m in der Antarktis (60° s. B.; — 5° C).

[3]) Es darf hier daran erinnert werden, daß bekanntlich auch die Eier der Tiefsee-Metazoen von besonderer Größe zu sein pflegen (cf. z. B. Maas **08** p. 5 S. A.).

[4]) Krümmel (**07** p. 459—466).

Als Ausnahmen von der Regel können folgende genannt werden:

1. *Rotalia beccarii* (L.), die im Seichtwasser der Nordsee über 1 mm groß wird, schrumpft in tieferen Wasserschichten zu weniger als halber Größe zusammen. Um gleich den springenden Punkt herauszuholen, werde erwähnt, daß sie doppelte Septen und eine sehr flach ansteigende Größenprogression ihrer Kammern besitzt, also viel Kalk zu ihrem Schalenbau benötigt.

2. Die mit Sekundärkämmerchen ausgerüstete und überdies ihre Kammerdurchmesser nur äußerst langsam vergrößernde *Alveolina boscii* Defr., eine Hauptform der Korallenriffe warmer Breiten, wird mit zunehmender Tiefe seltener und verschwindet in der Regel schon jenseits 50 m Tiefe ganz; vereinzelt sind jedoch noch Exemplare in 282 und 712 m Tiefe gefunden worden. Sie zeichneten sich in diesen ungewöhnlichen Tiefen durch ungewöhnliche Kleinheit aus (cf. Walther **93** p. 216)[1]).

3. Die wärmeren Meere der Tropen und Subtropen enthalten eine große Menge großer, z. T. sehr stattlicher stenothermer, hochentwickelter, zu den Orbitoliten, Amphisteginen, Heterosteginen gehörenden Formen, die mehrere mm Durchmesser erreichen können; auch die namentlich im Tertiär stark prävalierenden Nummuliten sind zweifellos als stenotherme Formen warmer Gewässer anzusprechen und sie erreichen einen Durchmesser von einigen Zentimetern. Hier paart sich also Wärme und Größe.

Obgleich die ebengenannten Formen ganz verschiedenen Familien angehören, haben sie doch den gemeinsamen Charakter, daß sie bei ihrem Schalenaufbau ganz besonders viel Kalk bedürfen, indem sie durch Unterteilung ihrer Kammern in Sekundärkämmerchen bzw. durch Doppelsepta oder durch starke sekundäre Ablagerungen ihr Wandflächenareal oder ihre Wanddicke ganz erheblich vergrößern.

Wir können diese Tatsachen neben den früher genannten dadurch ohne Widerspruch zum Ausdruck bringen, daß wir sagen: Diejenigen Formen, die zu ihrem Schalenaufbau, nicht sehr viel oder so gut wie gar keinen Kalk bedürfen, also vor allem die agglutinierenden Formen, aber auch kalkschalige Cornuspiren, Milioliden und selbst, bis zu einer gewissen Kältestufe hinab, die mit einfachen Septen ausgestatteten Nodosarien und Cristellarien erreichen ihre größten Dimensionen im kalten Wasser; diejenigen aber, die besonders viel Kalk zur Herstellung ihrer Wände notwendig haben, werden im warmen Wasser besonders groß, und sind sogar auf Warmwasser mehr oder weniger beschränkt; sie sind nahezu ausnahmslos stenotherm.

Diese Fassung harmoniert dann auch mit anderen Erfahrungen[2]). Ich entnehme einem Vortrag Pfeffers, daß nach Untersuchungen von Murray und Irvine eine reichliche Kalkabsonderung nur in warmem Klima möglich ist. Pfeffer sagt, »daß Kalk aus Lösung in

[1]) Im allgemeinen scheinen Formen, die ihre Hauptverbeitung in warmen Bezirken haben, sehr oft in den kälteren Tiefenschichten kleinere Schalen zu bilden. Schon Carpenter war eine solche Verkümmerung mancher Formen in der Tiefe neben dem Großbleiben anderer aufgefallen (Bütschli **80** p. 171).

[2]) Als allbekannte Beispiele mögen hier nur die riffbildenden Korallen genannt werden; bei den Mollusken verhält es sich nicht anders.

kaltem Wasser wenig, in warmem Wasser massenhaft ausfällt, ist an sich nur ein chemisches Verhältnis, die Feststellung aber, daß Tiere höherer Breiten wenig Kalk abscheiden, Tropentiere dagegen in ungeheurer Masse, erhebt das chemische Gesetz zugleich zu einem physiologischen« (G. Pfeffer **99** p. 270, 271).

Sehr kalkbedürftige Schalenbauer können also im allgemeinen gar nicht in das kältere Wasser der Tiefe oder der höheren Breiten[1]) vordringen und können darum dort auch nicht größer werden[2]).

Selbst für Formen mit weniger hoch gesetzten Ansprüchen auf Kalk, scheint die Kälte der Tiefe dem Kalkverbrauch eine Grenze zu setzen, wenigstens könnte die von Brady mitgeteilte Beobachtung, daß das Genus *Miliolina* in der Tiefsee kieselig (nicht arenos) wird, teilweise durch die tiefere Temperatur bedingt sein, zu der aber jedenfalls noch der hohe Wasserdruck mit seinem höheren Gehalt an lösendem Kohlendioxyd hinzutritt, da bis jetzt an nordischen Flachwasser-Miliolinen eine ähnliche Substitution von Kalk durch Kieselsäure nicht beobachtet worden ist.

Wenn in den vorgenannten Fällen die Temperatur zwischen Großwerden und Kleinbleiben, zwischen Sein und Nichtsein bestimmter Gruppen entscheidet, so ist andrerseits auch eine Beeinflussung der Kammer und Schalenform durch die Temperatur sehr wahrscheinlich, wenn sich auch nur Weniges zurzeit hierüber angeben läßt; wahrscheinlich ist eine Formbeeinflussung durch die Temperatur deshalb, weil die für die Kammer und Schalengestalt so sehr maßgebenden Randwinkel von den Kapillaritätskonstanten der sich bei der Kammerbildung berührenden Flüssigkeiten, nämlich von derjenigen des umgebenden Meerwassers, von derjenigen der kammerbauenden Sarkode und von derjenigen der während des Kammerbaues meistens noch zähflüssigen Pseudochitinkalkmasse, abhängen müssen. Leider hat aber die Physik bislang die Gesetze noch nicht formuliert, die diese Änderung der Randwinkel mit der Temperatur beherrschen. Es läßt sich daher zurzeit auch noch nicht angeben, inwieweit die Foraminiferen derartigen physikalischen Gesetzen gerecht werden. Nur mag darauf aufmerksam gemacht werden, daß der Einfluß der Temperatur auch auf die horizontale Verbreitung der Foraminiferen im allgemeinen, schon früheren Untersuchern aufgefallen ist. Die geographische Verbreitung der Spezies richtet sich nach der Temperatur mehr wie nach irgendeinem andren Faktor: das harmoniert mit unseren Forderungen, denn werden mit der Temperatur die Randwinkel verändert, dann wird sich auch die Kammer und Schalenform ändern, d. h. das Aussehen der Spezies wird sich so verändern, daß sie bei ausreichender Temperatur und Schalenveränderung als eine andere Spezies erscheint. Gegenden mit ausreichend verschiedener Temperatur werden verschiedene Spezies zur Ausbildung bringen.

Natürlich wird voraussichtlich die Temperaturwirkung bei den einzelnen Angehörigen eines Genus je nach der Komposition der Sarkode und der hiermit einhergehenden Verschiedenheit ihrer Kapillaritätskonstanten eine sehr verschiedengradige sein können; neben stenothermen Formen sind auch mehr oder weniger eurytherme als Ausnahmen von der Regel nicht ausgeschlossen.

Ganz abgesehen davon, ob sich eine Abhängigkeit der Speziesbildung von der Temperatur durch Randwinkelbeeinflussung nachweisen lassen wird oder nicht, scheint soviel zurzeit aus den vorhandenen Erfahrungen schon hervorzutreten, daß die in der Kälte prosperierenden

[1]) So kommen auch unter den pelagischen Formen die dickschaligen, also kalkbedürftigen, Vertreter: *Sphaeroidina dehiscens, Pulvinulina menardii, Pullenia obliquiloculata, Globigerina conglobata* und *sacculifera* ausschließlich im warmen Wasser vor; Murray **95** p. 1456 und **97** (cf. Winter **05** p. 47); die dickschalige, jedenfalls benthonisch lebende, *Globigerina pachyderma* findet sich allerdings in kälterem Wasser.

[2]) Diejenigen, die ausnahmsweise auch in die Tiefe gehen *(Rotalia, Alveolina)*, kümmern dort; sie bleiben klein, vermögen ihren durch die Kalkabscheidung wahrscheinlich stark überanstrengten Weichkörper nicht auf die Größe heranwachsen zu lassen, die er im wärmeren Wasser erreicht.

Formen fast durchaus den primitiven Gruppen der verschiedenen Foraminiferenfamilien, nämlich den sandschaligen Ausgangstypen, dann den einfacheren Milioliden und den einfacheren Nodosariden zugehören, während diejenigen, deren Lebensbezirk vor allem im wärmeren Wasser gelegen ist, den höchststehenden Triebspitzen der verschiedenen Familien zuzuzählen sind, nämlich den Alveolinen und Orbitolinen, die beide als hochentwickelte Abkömmlinge der Miliolniden anzusehen sind, und schließlich den höchst entwickelten Formen unter den Rotaliariden (*Amphistegina*, *Heterostegina*, Nummuliten).

Dieses Verhalten erklärt sich wie gesagt wahrscheinlich daraus, daß in der Kälte die Generationenfolge ein langsameres Tempo einhält als in der Wärme, so daß die Kaltformen ihre phylogenetische Weiterbildung noch nicht soweit in die Höhe treiben konnten, als die Warmformen, die sich in der höheren Temperatur schneller vermehren, und die darum auch rascher auf der phylogenetischen Stufenleiter vorankommen. Wo bei den höchststehenden Formen die Schale als Schutzorgan ihre höchste Entwicklung erreicht, da braucht sie auch besonders viel Kalk und es tritt darum als zweiter Faktor der Beschränkung höchster Formen auf warme Gebiete noch die Tatsache hinzu, daß der Kalk in den kälteren Gewässern für die Spitzen der Formenreihen nicht in ausreichender Menge zu beschaffen wäre, namentlich wenn zur Kälte noch der Tiefseedruck mit seiner Kohlensäureanreicherung als schalenlösendes Moment hinzutritt.

4. Einfluß der Tiefe.

Es ist zurzeit nicht möglich, den Einfluß der Tiefe auf die Schalenbildung der Foraminiferen von dem im vorigen Kapitel besprochenen der Kälte, die sich in den großen Ozeanen mit dem Tiefergehen einstellt, reinlich zu scheiden, da eingehendere Untersuchungen von Tiefseefängen aus Meeresbecken mit höheren Bodentemperaturen (Mittelmeer) noch ganz fehlen, welche als Parallelen Tiefen- und Temperaturwirkungen zu trennen erlauben würden.

Die schon erwähnte (p. 205) Angabe Bradys, daß Biloculinen in großer Tiefe kieselig werden, steht immer noch in bedauerlicher Einsamkeit da und könnte bei dem Fehlen ähnlicher Erscheinungen im Flachwasser kalter Breiten vielleicht am ersten noch auf reine Tiefenwirkung gedeutet werden, zumal das Tiefenwasser auch der Organisation andrer Tiere den Stempel der Kalkarmut aufdrückt[1]), während die Kieselskelette von Radiolarien und Spongien im Gegensatz hierzu derartigen Reduktionen in der Tiefe nicht ausgesetzt sind.

Die mit der Tiefenzunahme steigende Eintönigkeit der Lebensbedingungen, die gleichbleibende kühle Temperatur, das Zurückgehen der Vielgestaltigkeit von Nahrungs-

[1]) Die abyssalen Coelenteraten und Bryozoen sind weniger stark mit Kalk durchsetzt, »sie bilden schwächere Zweige und sind leicht zerbrechlich. Die Seeigel zeigen Neigung zur Beschränkung der Kalkplatten, und die Muscheln fallen oft durch ihre geringe Größe auf. Die Tiefseefische haben häufig spongiöse, lückenhafte Knochen, die an Kalksalzen verhältnismäßig arm sind, und bei den Tiefseekrustaceen kann man es geradezu als die Regel betrachten, daß der Kalkpanzer, der die oberflächlich lebenden Arten schützt, dünn wird und auch vollkommen schwindet. — Gerade umgekehrt verhält es sich mit den Kieselskeletten der Tiere.« Seeliger **01** p. 13. — Auch bei den Spongien haben bekanntlich die Kalkschwämme ihre Hauptverbreitung im wärmeren flachen Wasser, während die Kieselschwämme bis in die äußersten Tiefen hinabgehen (cf. Seeliger **01** p. 47).

quellen ist der Differenzierung verschiedener Spezies vom selektionistischen Standpunkt aus ebensowenig günstig als rein physikalisch betrachtet, denn je gleichmäßiger die äußeren Bedingungen sind, desto Gleichmäßigeres wird einerseits die Selektion erzielen und desto gleichmäßiger werden auch die physikalischen Faktoren arbeiten. Die Zahl der Arten nimmt daher zwischen 500 bis 1000 m, wo die thermische Gleichmäßigkeit der Tiefe schon stark im Anzuge ist, auf fast allen Linien unserer Schalenträger rasch ab[1]). Die beigegebene Tabelle, die ich aus Eggers Bearbeitung der Foraminiferen der »Gazelle« (Egger **93** p. 442 bis 453) berechnet habe, zeigt diesen Abfall deutlich und mag auch einen vorläufigen Anhalt über das ungefähre Zahlenverhältnis der Arten in den anderen Tiefen abgeben. Die Globigerinen und pelagischen Spezies der Pulvinulinen sind bei der Aufstellung außer Rechnung gestellt, weil ihr Vorkommen in Grundproben aus den angegebenen Tiefen keine Gewähr für die Tiefenschicht, in der sie lebten, abzugeben vermögen; die Aufstellung bezieht sich also nur auf zweifellos benthonische Formen. Die Zahlen beziehen sich nur auf die in den Fängen der» Gazelle« vorgefundenen Spezies, nicht etwa auf alle, aus den betreffenden Tiefen überhaupt, bekannten Formen.

Zahl der untersuchten Grundproben	Tiefe m	Anzahl der Arten	Verhältnis zur geringsten Zahl	Zahl der untersuchten Grundproben	Tiefe m	Anzahl der Arten	Verhältnis zur geringsten Zahl
11	0— 99	138	7,3	6	2000—2999	53	2,8
11	100— 499	352	18,5	14	3000—3999	79	4,2
6	500— 999	132	6,9	13	4000 - 4999	38	2
5	1000—1999	147	7,7	8	5000—6000	19	1

Die Abnahme der Anzahl der Spezies jenseits 500 m ist, da die hierfür maßgebenden Gründe für alle Tiere gelten müssen, natürlich keine für die Foraminiferen eigentümliche Erscheinung. Schon die »Challenger«-Expedition hat diese Abnahme für die von ihr erbeuteten, aus allen Ordnungen stammenden Tierspezies konstatiert, leider lassen sich ihre Resultate nicht ohne weiteres mit der vorstehenden Tabelle vergleichen, da die Tiefen in Faden angegeben und die Tiefenschichten infolge dessen anders abgegrenzt worden sind; ich entnehme zum Vergleich die Tabelle, die Murray (**95** p. 430) für die benthonisch erbeuteten Spezies gibt, indem ich die m-Tiefe neben die Faden setze.

Tiefe in engl. Faden =	Tiefe m	Anzahl der Arten	Verhältnis zur geringsten Zahl	Tiefe in engl. Faden =	Tiefe m	Anzahl der Arten	Verhältnis zur geringsten Zahl
weniger als 100	weniger als 183	4248	27,6	1000—1500	1830—2743	493	3,2
100— 500	183— 914	1887	12,3	1500—2000	2743—3658	394	2,6
500—1000	914—1830	616	4	2000—2500	3658—4572	247	1,6
				über 2500	über 4572	153	1

[1]) Während in 100 m Tiefe die Temperatur an verschiedenen Stellen der Erde noch zwischen +25 und —1,7° C schwankt, liegt in 600 m Tiefe die Differenz nur noch zwischen 7 und 12° C und ist lokal wohl als sehr konstant anzunehmen; bei 1000 m werden 7 bis 3° C angetroffen (in der Regel 5—4°), in dieser Zone hören die Klimawirkungen ganz auf; jenseits 1000 m ist die Temperatur fast allgemein unter 3° C, von da ab bis zum Boden wenig über 0° C (cf. Krümmel **07** p. 422, 426).

Ob von dem Wasserdruck der Tiefe, der ja bekanntlich im Meerwasser mit je 10 m Tiefe um annähernd 1 Atmosphäre zunimmt, und darum mit n-tausend Metern den ansehnlichen Betrag von n-hundert Atmosphären erreicht, eine Beeinflussung der Gestaltungsfaktoren der Schale erwartet werden darf, entzieht sich bei dem gänzlichen Mangel von physikalischen Erfahrungen bezüglich der Randwinkel und Kapillaritätskonstanten bei hohen Drucken jeder näheren Erwägung. Wahrscheinlich ist eine derartige Beeinflussung von irgend erheblicher Größe durch diesen »Kompressionsdruck« aber wohl kaum, da eine vertikale Durchwanderung einer Meeresstrecke von 200 m (= 20 Atm.), wie sie neben anderen Planktonorganismen auch die planktonischen Globigerinen täglich ausführen, nur um eine günstige Beleuchtungsintensität aufzusuchen[1]), eine große Unabhängigkeit der beim Wachstum und der Formbildung auf- und absteigender Formen beteiligten Faktoren gegen nicht unerhebliche Druckschwankungen[2]) voraussetzen läßt und außerdem das Protoplasma, das im wesentlichen, physikalisch betrachtet, ein kolloidales Flüssigkeitsgemenge vorstellt, als praktisch inkompressibel angesehen werden darf.

Dagegen steht eine Einwirkung der jenseits 4000 m liegenden Tiefen, nämlich die Lösungswirkung, auf abgestorbene Schalen ganz außer Frage. Obgleich lebende planktonische Globigerinen »über« allen Meerestiefen vorkommen, setzen sich bekanntlich ihre sinkenden abgestorbenen Schalen als Globigerinenschlamm[3]) doch nur auf Bodenrücken und Schwellen von meistens weniger als 4000 m Tiefe ab, während die größeren Tiefen über 4500 m davon frei bleiben und den roten Tiefseeton oder in manchen Gegenden dessen Abart den sogenannten Radiolarienschlamm beherbergen. »Nach Murray und Renard (**91**) schwindet mit zunehmender Tiefe der Kalk im Sediment sehr rasch; auf Grund ihrer Untersuchungen von 231 Proben der »Challenger«-Expedition ist als festgestellt zu betrachten, daß der Kalkgehalt zwar zwischen 3000 und 4000 m Tiefe noch rund 50 Prozent ausmacht, bei 5000 m auf 20 Prozent sinkt, bei 6000 m nicht mehr 1 Prozent beträgt. Es muß also ersichtlich in den Räumen von mehr als 4000 m eine energische Auflösung des in Gestalt organischer Kalkschalen in die Tiefe sinkenden kohlensauren Kalkes erfolgen. Murray und Renard schreiben dies dem größeren Reichtum der tieferen Wasserschichten an Kohlensäure zu; überdies soll nach Experimenten von Reid eine Steigerung des Druckes die Fähigkeit des Seewassers,

---

[1]) cf. Walter **93** p. 151.

[2]) Die Unempfindlichkeit »mechanischer« Vorgänge des lebenden Protoplasmas gegen Druckschwankungen im Außenmedium geht auch daraus hervor, daß selbst ein Überdruck von mehreren (bis zu sieben) Atmosphären die Geschwindigkeit der Plasmaströmung in einer *Chara*-Prothalliumzelle in keiner Weise alteriert, wenn die Überdrucke nicht zu rasch zugeführt werden (cf. außer Rhumbler **02**a p. 321; auch Hörmann **98** p. 40). Sehr hohe Druckwerte bis 1000 Atmosphären haben dagegen sehr wohl Einfluß auf das physiologische Verhalten der lebenden Substanz (cf. M. Verworn **09** p. 353): bei geotaktischen Erscheinungen scheinen sogar sehr geringe Druckdifferenzen als Reize zu wirken (cf. Jensen **92**); die vermutete Unempfindlichkeit kann daher nicht auf alle Vorgangsarten ausgedehnt werden.

[3]) Über die Fragen, die mit der Bildung, Verbreitung usw. des Globigerinenschlammes zusammenhängen; vgl. außer der Hauptarbeit von Murray und Renard (**91**) und Krümmel (**07** p. 182—189), auch Walther (**93** p. 562, 563, 671, 959, 964); Glangeaud **98**; Murray **02**; Gardiner, Stanley und Murray **04**; Fuchs **05**; Goës **96** p. 1.

Foraminiferenschalen aufzulösen, merklich vermehren« (aus Krümmel **07** p. 195). »Das unter starkem Druck stehende Seewasser darf als sehr lösungsfähig gelten« (ibidem p. 200). Wo aber der in der kalten Tiefe gelöste Kalk verbleibt, wie er den, in den Oberflächenschichten besonders reichlich gedeihenden, Planktonorganismen und dem Benthos der Flachsee wieder zugeführt wird, ist bei der allwärts sehr gleichmäßigen Verteilung des kohlensauren Kalkes im Seewasser, die eine sehr rasche und gründliche Ausbreitung des gelösten Kalkes im Seewasser verlangt, noch ganz rätselhaft (ibidem p. 197); einfache Diffusion scheint nicht ausreichend. Die lösende Einwirkung des Seewassers macht sich aber auch schon oberhalb 4000 m, in partiellen Ablösungen von Schalenteilen wenigstens, dadurch bemerkbar, daß die auf dem Boden ganz verschiedener Tiefen abgelagerten Globigerinenschalen ihre Schwebeborsten und eventuell auch ihre sonstige Ornamentik sehr rasch verlieren (cf. p. 109) und daß auch die zartwandigen Kammern des *Globigerina*-Einschlusses von *Orbulina* sehr bald im Inneren der *Orbulina*-Hülle, wo sie doch vor mechanischen Abrollungen geschützt sein müssen, spurlos verschwinden; nur bei offenbar ganz frisch abgesunkenen Schalen lassen sich diese Gebilde zuweilen auch noch an Bodenexemplaren nachweisen; meist lassen nur noch blindgeschlossene, einstichartige Kanäle in den besser erhaltenen Knopfdekorationen oder Kantennetzwerken (Taf. XXXIV Fig. 2, 3, 6, 8) auf früheren Stachelbesitz schließen; denn in ihnen hat wahrscheinlich das untere Stachelende eingepflanzt gesessen (cf. p. 149). Die *Globigerina*-Wände des *Orbulina*-Inneren, die bei pelagisch gefischten, lebend aufgegriffenen Orbulinen meiner Erfahrung nach niemals vermißt werden, fehlen bei den leeren Bodenorbulinen fast immer gänzlich; zuweilen findet man sie in Zerfall, wobei man oft den Eindruck gewinnt, als ob die *Globigerina*-Wandteile in einzelne Lamellen dünnster Art bei diesem Auflösungsvorgang auseinander sprängen (Taf. XXXVI Fig. 15, Gl.), ehe sie definitiv aufgelöst werden.

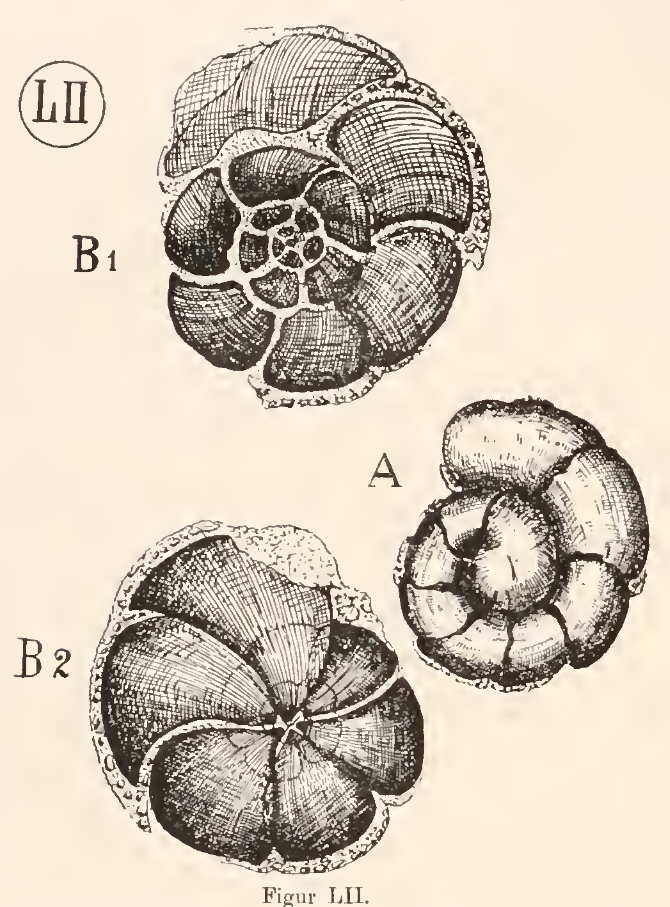
5. Einfluß des Salzgehaltes.

Die Foraminiferen sind zum überwiegend größten Teil Meeresbewohner, viele gehen aber auch in Brackwasser hinein, und eine verschwindend geringe Zahl von nackten und niederen, schalentragenden, aber stets kalklosen, Formen wird auch im Süßwasser gefunden[1]).

Mit dem Vorrücken der marinen Formen in das Brackwasser verlieren diese proportional der Abnahme des Salzgehaltes mehr und mehr an Kalk; ihre Schalen werden dünner oder die kalkige Imprägnation schwindet mehr und mehr, bis schließlich bei gewissen Arten, welche diese Aussüßung des Meerwassers besonders leicht ertragen, die Schale ganz kalkfrei wird und nur noch aus der dünnen braunen, in kalten Säuren und Alkalien unlöslichen, widerstandsfähigen Pseudochitinhaut besteht.

[1]) Unter den *Nuda* F. E. Schulze werden *Biomyxa* Leidy und *Arachnula* Cienk im Meer-, Brack- und Süßwasser angetroffen. Von beschalten Formen haben mehrere Arten von *Allogromia* Rh. und *Lieberkühnia* Cl. et L. und wahrscheinlich auch *Plagiophrys* Cl. et L. ihren vorwiegenden oder ausschließlichen Aufenthalt im Süßwasser; keine dieser Süßwasserformen besitzt in ihren Schalen merkbare Mengen von Kalk; letzterer fehlt auch allen lobosen Süßwassertestaceen.

Nach Brady (**70**) und Siddall (**78**) treten von den 44 Genera, die für die brittischen Meeresgewässer festgestellt worden sind, nicht weniger als 32 auch in die Ästuarien[1]) der brittischen Ströme ein und die zwölf dorthin nicht vordringenden (wie *Saccammina, Nubecularia Hauerina, Valvulina, Lingulina, Anomalina, Tinoporus, Operculina* und *Nummulina*) Genera sind auch im brittischen Küstengebiet sonst recht selten. So kommt es, daß man Quinqueloculinen Trochaminen, Truncatulinen, Rotalien, Nonioninen und Polystomellen mit Süßwasserdifflugien vereinigt finden kann (Brady **70** p. 275); ja 5 Meilen südlich von Westport in Ireland wurde *Polystomella striatopunctata* und *Nonionina depressula* sogar in einem reinen Süßwassertümpel gefunden, der sich als Relikt eines prähistorischen Brackgewässers erwies. Am besten kommen die Gattungen *Miliolina, Truncatulina, Polystomella, Nonionina* und *Rotalia* im Brackwasser fort[2]). Von den Polystomellen vermag jedoch *Polystomella crispa,* die an den brittischen Küsten besonders häufig ist, nicht nach dem Süßwasser vorzudringen; offenbar weil sie nicht Kalk genug für ihre dicken Wände bekommen kann; nur die dünnwandigen Polystomellen rücken gegen das Flußwasser vor und reduzieren dabei ihre an sich schon schmächtigen Wände noch mehr. Das Zurückgehen der Kalkimprägnation zeigt sich am deutlichsten bei den pseudochitinhäutigen *Trochammina macrescens* Brady und *Quinqueloculina fusca* Brady, die sich beide an wohlbekannte marine Formen eng anschließen. Auch die in Salztümpeln Siebenbürgens als Relikte vorkommende *Entzia tetrastomella* Dad. besitzt eine Pseudochitinschale.



Figur LII.
Eine, im salzarmen Mündungswasser der Elbe in ihren kalkigen Wandbestandteilen stark reduzierte, *Trochammina* (cf. *macrescens* Brady) von Kuxhaven (nach einem von Thum, Leipzig, bezogenen Präparat). A = megalosphärische Schale; Größe = 0,356 mm; Megalosphäre = 84 μ; Vergr.: 112:1. — B_1 = evolute Dorsalseite, B_1 = involvente Ventralseite der mikrosphärischen Schale; Größe = 0,312; Mikrosphäre = ca. 12 μ; Vergr.: 163:1.

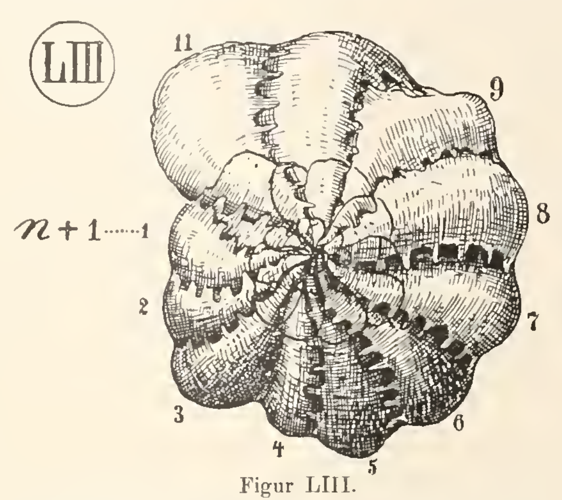
Das Aussehen der im Brackwasser kalkarm gewordenen Schalen soll durch Textfigur LII demonstriert werden, welche eine aus der Elbmündung bei Kuxhaven stammende *Trochammina* (wahrscheinlich: *Tr. macrescens* Brady[3]) vor-

[1]) Ästuar = Mündungsgebiet des Flusses, soweit sich an ihm die Beeinflussung durch die See (schwankender Salzgehalt, Gezeitenwechsel) geltend macht.

[2]) Über Brackwasserformen vgl. außer Brady **70** und Siddall **78**, auch F. E. Schulze **75** p. 132—136; Bütschli **80** p. 171; Daday **84**; Walther **93** p. 63, 209; Levander **94**a, 94b.

[3]) Brady (**70** p. 290) gibt nautiloides Wachstum und eine konkave Eindellung der Kammerwände für seine *Trochammina macrescens* an, während die oben abgebildeten Exemplare helicospiral aufgewickelt sind und keine Eindellungen ihrer Wände zeigen. Bradys Stücke waren eingetrocknet, und dabei mögen die Schalenwände eingesunken sein, wie Brady selbst schon vermutet hat.

führt. Man erkennt die dunkle Pseudochitinhaut der Schale, auf welcher in unsicherem Geflimmer nur einzelne Steinchen in einer wolkigen meist abgeriebenen durchscheinenden Masse aufgelagert sind; diese durchsichtige mit Geflimmer durchsäete Masse ist das dürftige Rückbleibsel der eigentlichen Mauerwand anderer mit kalkigem Zement und Fremdkörpern bauenden Trochamminen (vor allem kommt hier *Trochammina inflata* Mont. in Betracht, als deren Varietät *macrescens* zuerst von Brady beschrieben worden ist). Dieser lose, lückige Schalenüberzug löst sich bei dem geringsten Anstoß ganz von seiner Unterlage, der Pseudochitintapete (cf. p. 92), so wenig fest ist er mit ihr verbunden; dagegen ist die Pseudochitintapete selbst relativ stark entwickelt; sie besorgt allein den Zusammenhalt des Wohnraums.



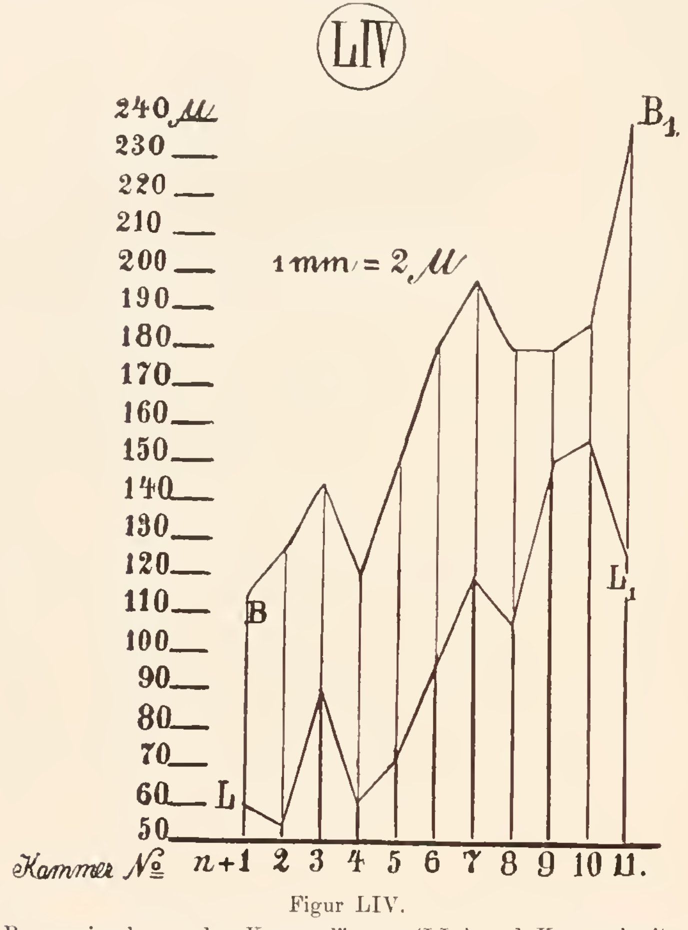
Figur LIII.
Unregelmäßig gebaute Ästuarienform der *Polystomella striatopunctata* F. et M. von Kuxhaven (nach einem von Thum, Leipzig, bezogenen Präparat); Größe = 0,47 mm; Vergr.: 127 : 1.

Wenn nun auch nicht wohl bezweifelt zu werden braucht, daß an dieser auffälligen Wandkümmerung wirklich die Verdünnung des Seewassers durch das Flußwasser in irgendwelcher, aber unbekannter, Weise Schuld trägt, so ist andererseits doch hinzuzufügen, daß nicht nur Verdünnung des Salzgehaltes, sondern auch Kondensierung desselben den gleichen Effekt zu haben scheint. Ganz dieselben Kümmerungserscheinungen bei sonst andersartigen Formverhältnissen zeigt nämlich die schon öftererwähnte *Trochammina separans* nov. (Taf. XXV Fig. 4a—c), und diese stammt nicht aus verdünntem Seewasser, sondern im Gegenteil aus einem besonders salzreichen Meergebiet; verzeichnet doch das Expeditionsjournal für die beiden Fundorte, an welchen sie angetroffen wurde (J. Nr. 236 und Pl. 105), 36 bzw. 36,4 $^0/_{00}$ Salzgehalt. Man muß also die seitherige Erfahrung in der Folge dahin erweitern, daß man sagt, gewisse *Trochammina*-Arten büßen in »extremen Salzverhältnissen« ihre kalkige Kittmasse mehr oder weniger ein, d. h. bei sehr hoher ebensowohl als bei sehr niederer Konzentration.

Es muß aber vor einer Ausdehnung der Gültigkeit dieses erweiterten Satzes namentlich auf rein kalkige Formen gewarnt werden, denn das Taf. XXV Fig. 4c abgebildete Exemplar (J. Nr. 236) saß auf einer sehr robust entwickelten, keineswegs kalkverarmten *Pulvinulina repanda* fest und auch die übrigen Schalen anderer Formen, vom selben Fundort und aus demselben Glase, zeigten sich in ihrem Kalkbestande in keiner merkbaren Weise beeinträchtigt.

Noch eine andere Eigentümlichkeit ist mir bei Ästuarienformen von Kuxhaven aufgefallen, die ich auf den schwankenden Salzgehalt zurückführen möchte, wie ihn der Gezeitenwechsel mit sich bringt. Die Kammern namentlich von Polystomellen und Nonioninen erscheinen nämlich sehr häufig — allerdings nicht immer — sehr unregelmäßig in ihrer Größenprogression und sonstigen Ausbildung, so daß die Schale ein merkwürdig verdrücktes und verschobenes Aussehen (Textfig. LIII) erlangt, ohne daß sich Regenerationsnarben oder sonstige Störungen als Ursache hiervon auffinden ließen. Da mit dem Salzgehalt auch der osmotische Druck schwankt und dieser, wie noch zu zeigen sein wird, wahrscheinlich

bei dem Vorquellen der Sarkode während der Kammerbildung eine sehr maßgebende Rolle spielt, so müssen sich diese Schwankungen des osmotischen Druckes — im Gegensatz zu dem neutralen Kompressionsdruck der Wassertiefen (p. 208) — in einem Kleinerwerden der Kammern bei steigendem und in einem Größerwerden derselben bei fallendem Salzgehalt Ausdruck verschaffen. Der Salzgehalt bei Kuxhaven schwankt nach Krümmel (**07** p. 330) zwischen ca. 17 Promille bei Ebbe und 20 bei Flut, was einer ungefähren Schwankung des osmotischen Druckes zwischen 11 und 13 Atmosphären entspricht (loc. cit. p. 241), so daß bei sonst gleichbleibenden Verhältnissen und unter der Annahme, daß keine entsprechende Regulationen im Plasmaleib vor sich gehen, die kammerbauende Sarkode beim Salztiefstand mit 2 Atmosphären mehr aufgetrieben wird und entsprechend mehr Wasser in sich aufnehmen wird (cf. p. 200) als beim Salzhöchststand. Die Kurve Textfig. LIV zeigt den unregelmäßigen Treppengang[1]) der Größenprogressionskurve der Kammerbreiten für das abgebildete Exemplar. Die, neben solchen verschobenen vorkommenden, regelmäßigen Schalen mögen ihre Kammerbildungen unter gleichmäßigeren Salzpromillen in den Zwischenzeiten des Austausches der Konzentrationsextreme des Salzgehaltes erledigt haben.



Figur LIV.
Progressionskurve der Kammerlängen (LL_1) und Kammerbreiten (BB_1) im letzten Umgang der Fig. LIII abgebildeten Ästuarienform von *Polystomella striatopunctata* (F. et M.).

Die seither besprochenen Konzentrationswirkungen sind fraglos der Hauptsache nach dem Kochsalzgehalt des Meerwassers auf Rechnung zu setzen; sehr wahrscheinlich vermag aber auch eine Verminderung des Kalkgehaltes im Seewasser kalkige Schalen zu alterieren, nämlich ihre Wandungen kalkärmer und dadurch durchsichtiger zu machen, was eventuell bei der Beobachtung lebenden Materials den Einblick in den Weichkörper zu erleichtern vermag. Schaudinn berichtet: »In einzelnen Gläsern waren die Schalen der Patellinen so kalkarm und daher durchsichtig, daß man die Kerne gut erkennen konnte; dies dürfte daher rühren, daß in diesen Gläsern mehrere Jahre hindurch viele Generationen von Foraminiferen gezüchtet waren und infolgedessen im Meerwasser nicht mehr genügend Kalk vorhanden war.« (Schaudinn **95**a p. 182; Pütter **08** p. 30.) Die Wahrscheinlichkeit dieser Vermutung

[1]) Diese »erklärbare« Abweichung läßt die Annäherung an den Verlauf einer Exponentialkurve bei den anderen Progressionskurven nur um so drastischer hervortreten; sie argumentiert gegen eine Zufälligkeit bei der Ähnlichkeit konstruierter und empirischer Kurven.

kann durch eine interessante Beobachtung gestützt werden, die Maas (**06** p. 589) an den Nadeln der Kalkschwämme machte; trägt man junge lebenskräftige zugleich mit absterbenden und abgestorbenen Schwämmchen in ein kalk- und karbonatfreies künstliches Meerwasser ein, dann tritt bei den gesunden Schwämmchen unter Abfall- und Abschmelzungserscheinungen Nadelverlust ein, während sich merkwürdigerweise die Kalknadeln der abgestorbenen Exemplare nicht auflösen; das zeigt deutlich, daß die auflösende Wirkung der kalk- und karbonatfreien Meerwassermischung auf die Nadeln keine unmittelbare ist, sondern daß sie sich unter Mitwirkung der lebenden Substanz vollzieht, die den Kalk im kalkfreien Medium weniger zu halten vermag, als das ausgestorbene Skelett für sich allein. Nach Herbsts bekannten Versuchen vermögen auch die Echinidenlarven ihr Kalkgerüst nicht zu entwickeln, wenn ihnen nicht Kalkkarbonat von außen zur Verfügung steht. (Herbst **97** p. 747; **04** p. 466, 503, 507; vgl. auch Korschelt und Heider **02** p. 43, 45.)

Welche Salzbestandteile des Meerwassers etwa sonst noch zum normalen Aufbau der Schalenwand notwendig sind und bei Konzentrationsschwankungen eine Modifikation der Wandbildungen zu verursachen vermögen, ist nicht bekannt, so leicht es auch sein müßte, dies experimentell festzustellen.

B. Anpassungen der Schale = selektionistische Einflüsse der Außenwelt.

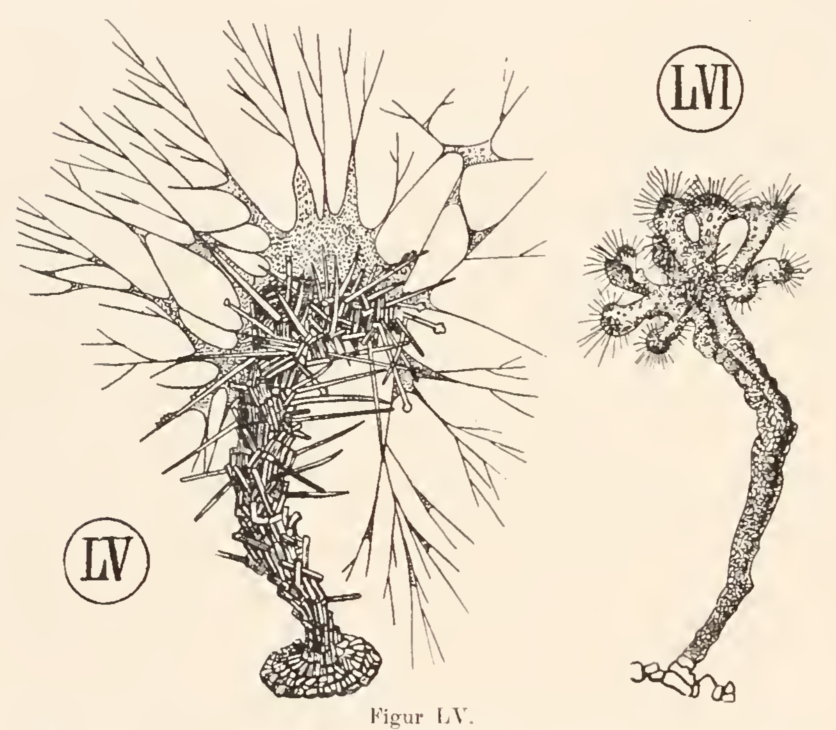
a) Anpassungen benthonischer Formen.

Als **Farbenanpassung** ist wohl ohne Zweifel die dunkelrotviolette bis fast völlig schwarze Färbung mancher Angehörigen der *Reophax nodulosa*-Gruppe anzusehen, die bei mehreren von der Gauss-Expedition aus jenseits 3000 m Tiefe geernteten Exemplaren in sehr auffälliger Weise hervortrat und sonst nie beobachtet worden ist. Es handelt sich hier offenbar um die auch bei anderen Organismen in gleichen Farben vorkommende bekannte Schutzfärbung der Tiefsee, die bei den großen Formen (25 mm und mehr) recht angezeigt erscheint[1]). Vielleicht spielt auch die rote Färbung der *Polytrema miniaceum* (Taf. XXVIII Fig. 29, 30), sowie die bläuliche der *Rupertia* und *Carpenteria* als Anpassung an die Vielfarbigkeit der Korallenriffe, auf welchen diese Formen vorzugsweise leben, eine gewisse Rolle, wenn auch eine solche Deutung hier unsicherer steht, da ähnliche Färbungen auch sonst zuweilen vorkommen, ohne daß an eine solche Anpassung gedacht werden könnte (cf. p. 105). Die Kleinheit der meisten Arten, die Vielgestaltigkeit des aus Kleinkörpern verschiedenster Art zusammengemengten Bodens oder ein mehr oder weniger versteckter Aufenthalt im Schlick läßt unter gewöhnlichen Umständen eine Farbenanpassung der Schalen unnötig erscheinen; immerhin mögen manche sandschalige Formen dadurch, daß sie die »größeren« Steinchen auf der Oberseite ihrer Schale zur Ablagerung bringen (p. 91 Taf. I Fig. 10a, b; Taf. XXIV Fig. 16a—b; Taf. XXIV 19a, b; Taf. XXV Fig. 4a, b) und dadurch die gelbliche bis bräunliche Färbung ihrer Kittmasse auseinanderdrängen,

[1]) Cf. oben p. 89 und Rhumbler **05** p. 104.

eine vorteilhafte Ähnlichkeit mit Sandkörnern erreichen (dichtere Kittmassen möchten sie zu dunkel machen); daneben mag aber noch ein gewisses Lichtbedürfnis des Insassen bei dieser eigentümlichen Steinchenordnung in bald zu erörternder Weise eine Rolle spielen.

Die **festsitzende Lebensweise** bietet »den Tieren, welche sich daran gewöhnten, mancherlei Vorteile[1]), aber der Schutz gegen Wasserbewegung ist einer der wichtigsten und darf in vielen Fällen als die eigentliche Ursache der festsitzenden Lebensweise betrachtet werden. Während die Mehrzahl der Foraminiferen auf Algen und Seegras kriechend, zwischen den Pflanzenblättern einen genügenden Schutz gegen die Wasserbewegung findet, sehen wir *Carpenteria, Polytrema, Rupertia* aufgewachsen auf Felsblöcken und Korallenstücken, an pflanzenfreien Stellen, wo sie sonst durch die Wasserbewegung beständig umhergerollt und beschädigt werden würden.« (Walther **93** p. 74).



Figur LV.
Haliphysema tumanowiczi Bwbk., lebendes Exemplar mit ausgestreckten Pseudopodien, die von Schwammnadeln gestützt werden. Nach J. J. Lister **03** p. 85 aus Lankester Art. Protozoa. Encycl. Britannica f. X; Vergr.: wohl ca. 55 : 1.

Figur LVI.
Haliphysema ramulosum Bwbk. nach Brady (**84** t. 27 A f. 6); Vergr: ca. 10 : 1.

Festsitzende Arten, die ihre Schalen säulen- oder bäumchenförmig, senkrecht auf der Unterlage, aufrichten, besetzen vielfach ihre höchststehenden Enden mit radiär abstehenden Spongiennadeln, offenbar um ihren Pseudopodien durch dieses Gerüst eine größere Ausbreitungsmöglichkeit zu sichern. Wie die Tentakel eines Polypen oder eines Bryozoen vermögen so die von den Nadeln gestützten Pseudopodien ein größeres Beuterevier zu beherrschen, z. B. die sandschalige *Haliphysema tumanowiczi* Bwbk. (Textfig. LV) und *Polytrema* sowie *Carpenteria* unter den Kalkschalern; andere Formen erreichen denselben Zweck durch eine Verzweigung ihrer hochstehenden Enden, wie *Dendrophrya radiata* Str. Wright, *Dendrophrya erecta* Str. Wright, *Hyperammina arborescens* Brady; während sich bei *Haliphysema ramulosum* Bwbk. (Textfig. LVI) und bis zu einem gewissen Grade auch bei *Polytrema* (Taf. XXVIII Fig. 29) beide Prinzipien, Schwammnadelbesatz am distalen Ende und Verzweigung zusammenfinden. Dieses Auftreten der gleichen Erscheinung bei »festsitzenden«

[1]) »Die festsitzenden Formen sind in stark bewegtem Wasser im Kampf um die Nahrung besser ausgerüstet und widerstandsfähiger als die frei beweglichen, die stets Gefahr laufen, von der Strömung fortgeführt zu werden,« Römer und Schaudinn **00** p. 45.

Formen innerhalb ganz verschiedener Gruppen läßt ihren Charakter als Anpassung deutlich hervortreten[1]).

Daß das Festsitzen den Schalen eine stabilere Lagerung verleiht, die bei dem Einziehen der Pseudopodien von Vorteil werden kann, so daß auch in tieferen, weniger bewegten Wasserschichten das Festsitzen nützlich sein kann, wurde oben p. 95 schon ausreichend dargelegt, ebenso daß die Orbitoliten ihre plattgedrückte Form in Anpassung an ihre auf Algen festsitzende Lebensweise (p. 27) gut verwertet haben (Taf. XIV Fig. 1) (cf. auch Kemna **03**a p. CXXVII).

In seinem Bericht über die Tiefsee-Tierwelt der Nansenrinne (im Spitzbergen-Meer) teilt Schaudinn (Schaudinn u. Römer **99** p. 238) mit, daß die großen sandschaligen Foraminiferen interessante **Anpassungserscheinungen an die** eigenartige **Bodenbeschaffenheit** aus Schwammnadelfilz mit suspendierten weichem Mud aufweisen; er führt als Beispiel folgendes an: »*Stortosphaera,* die an der norwegischen Küste zur Kugelgestalt neigt, hatte hier die Gestalt einer sehr breiten flachen Scheibe angenommen; am Rande der Rinne findet man aber alle Übergänge bis zu kugligen Exemplaren. Die hartschalige *Saccammina* hingegen, die im Spitzbergengebiet nicht selten ist, fehlt in dieser Tiefe, weil sie nicht imstande ist, ihre kuglige Gestalt, welche sie in diesen weichen Mud einsinken läßt, zu ändern. Die weichschalige *Stortosphaera* hat hier, dank ihrer größeren Variationsfähigkeit, den Sieg im Kampf ums Dasein davongetragen.«

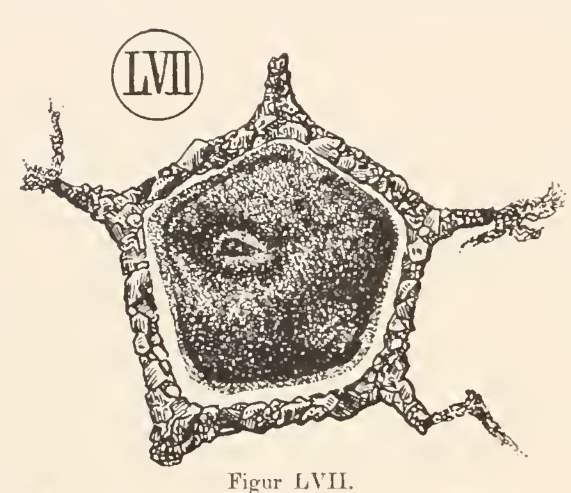
Wohl am stärksten durch die äußere Umgebung umgewandelt erscheint unter den bis jetzt bekannten Formen die bis zu 7 mm lange *Ramulina grimaldii* Schlumbergers[2]); sie beginnt wie eine *Polymorphina*, läßt dann aber eigentümlich sternförmig wenig aufgeblasene Kammern folgen, deren unregelmäßige, am Ende die Mündungen tragenden, Strahlen sich wieder verzweigen können und sich in alle Lücken und Ritzen einschieben, welche die auf leeren Muschelschalen wuchernden Serpuliden, Bryozoen und Hydrozoen zwischen sich gelassen haben. Sie hat sich tief in diese schützenden Lücken eingekeilt und paßt ihren unregelmäßigen Kammeraufbau ganz deren Verlaufe an.

In ähnlicher Weise lebt zwischen Bryozoen eingeklemmt die gleichfalls von Schlumberger (**92** p. 211; t. 8 f. 10—12) beschriebene *Amphicoryne parasitica*, die sich aber auch in Serpulidenröhren ansiedelt und in dieser Beziehung zu parasitären Formen überleitet, die später eingehendere Erwähnung finden werden; diese Form baut den Anfangsteil ihrer Schale (7 bis 10 Kammern) zunächst nach Art einer schwach abgeplatteten *Cristellaria crepidula* auf, läßt dann aber 10—12 mehr oder weniger kuglige nodosaroide Kammern folgen, die sich nach Maßgabe der Windungen der Serpulidenröhre oder der zwischen den Bryozoen vorhandenen Lücken mehr oder weniger wellenartig hin- und herkrümmen.

[1]) Auf der Ostseite von Spitzbergen, wo der Polarstrom eine große Fülle von Diatomeen mit sich führt, die bei der Mischung mit dem Golfstrom absterben und zu Boden sinken, fanden Römer und Schaudinn (**00** p. 45) große Kolonien von *Dendrophrya* und *Astrorhiza arborescens* »geradezu rasenbildend«. Sie nährten sich offenbar von den absinkenden Diatomeen (die sie mit ihren verzweigten Enden besser abzufangen vermochten. Ob mit *Astrorhiza arborescens* eine neue Spezies oder *Hyperammina arborescens* gemeint ist, läßt sich nicht ersehen. Rh.).

[2]) Cf. Schlumberger **91**a p. 509 t. 5 f. 1 und Jones and Chapman **97** p. 350.

Wegen ihrer Isoliertheit (cf. p. 92) müssen die glasklaren Pseudochitinfenster, welche *Vanhoeffenella gaussi* über die Ober- und Unterseite der Zentralscheibe ihres sternförmigen *astrorhiza*-ähnlichen Gehäuses hinüberzieht, fraglos gleichfalls als Anpassungserscheinungen, und zwar vermutlich als solche an ein gewisses **Lichtbedürfnis** gedeutet werden (Textfig. LVII). Diese Form scheint ihre Hauptverbreitung in Tiefen zu haben, die dicht bei 400 m liegen; da bis 400 m Lichtwirkung nachgewiesen ist, wird man nicht fehlgehen, wenn man annimmt, der betreffende Organismus arbeite — wenigstens zu gewissen Zeiten, da ihm ja in der Antarktis die Sonne nicht das ganze Jahr hindurch scheint — irgendwie mit den letzten Lichtstrahlen, die er durch die sonst unverständlichen Fenster einlasse; Zooxanthellen wurden aber im Weichkörper nicht angetroffen (Rhumbler **05** p. 105). Schon Vanhoeffen (**97** p. 250) hat die Vermutung ausgesprochen, daß die größeren Quarzkörnchen in den bis 5 mm großen Schalen der *Haplophragmium canariense,* die er an der Grönlandküste auf Röhren von *Scione lobata* festsitzen fand, geeignet sind, wie Fenster das Innere des Gehäuses zu erhellen, so daß ein gewisses Lichtbedürfnis bei diesen Formen vorhanden zu sein schiene. Die stärkere Aufhellung, welche ein großmaschiges Steinchen oder Pseudolithennetzwerk einem kleinmaschigen gegenüber im Schaleninneren vermittelt, läßt sich durch einen Vergleich von Fig. 19b mit 19a Taf. XXIV erschließen.



Figur LVII.
Vanhoeffenella gaussi Rhumbler; aus dem Material der Südpolar-Expedition (20. X. 02; 385 m Tiefe): Größe = 1,26 mm; Vergr: 37:1.

b) Anpassungen der Schalen an das pelagische Leben.

Über dieses Thema hat Kemna (**03**a) ein gut durchdachtes Essay veröffentlicht, dem wir uns in allen wesentlichen Punkten anschließen können.

Ein Vergleich mit den fast ausschließlich pelagisch lebenden Rhizopodengruppen der Radiolarien und Heliozoen lehrt Kemna, daß es bei pelagischem Rhizopodenleben außer auf eine Leichtigkeit der Schale und auf eventuelle Schwebestrahlen auch vor allem darauf ankommt, daß sich ein extrathalames Plasma leicht und reichlich nach der Meerwasserseite hin entfalten kann, denn sowohl die Rindenschicht der Heliozoen als der extrakapsuläre Weichkörper der Radiolarien zeigt eine üppige Entwicklung; daher werden alle Einrichtungen der Schale, welche das Vorschieben oder die Aufspeicherung einer extrathalamen Weichkörpermasse begünstigen[1]), auch dem pelagischen Leben dienen und in diesem Dienste auch bei den Foraminiferen als Anpassungen besonders gezüchtet werden. Eine Erleichterung des Austritts einer extrathalamen Sarkodemasse kann aber herbeigeführt werden durch Großwerden der Poren, durch besondere Größe der Mündungen, durch Offenbleiben von

[1]) Murray (**76** p. 534) fand pelagische Pulvinulinen, Sphäroidinen und Pullenien häufig so stark in vorgeflossene farbige Sarkode eingehüllt, daß die Schale nicht zu sehen war (cf. auch Glangeaud **98** p. 490).

Teilen der Kammermündungen nach außen hin und durch Einrichtung von akzessorischen Mündungen; gleichzeitig wird auch die Entwicklung von tiefen Septalfurchen und nicht zum wenigsten auch die Entwicklung einer Nabelhöhle als Unterkunftsstelle für das Außenplasma und als Erleichterung seiner Ausbreitung selektive Bedeutung bei pelagischer Lebensweise gewinnen. Alle diese Merkmale finden sich daher bei den Foraminiferen des Planktons allerdings in sehr ungleicher Verteilung, und wo einzelne dieser Eigentümlichkeiten versagen, treten andere derselben in besonders intensiver Entwicklung kompensatorisch für sie ein.

Pelagische Formen haben sich nach Maßgabe dieser Eigenheiten nicht nur von einer engverwandten Foraminiferengruppe aus entwickelt, sondern sind aus verschiedenen Genera herzuleiten, die meistens auch noch benthonische Formen unter ihre Mitglieder zählen, wie das Genus *Globigerina*, das wahrscheinlich in *Globigerina pachyderma* noch einen rein benthonischen Vertreter hat, ferner die Genera *Pullenia, Sphaeroidina, Pulvinulina, Cymbalopora*, die neben den pelagischen zum Teil sehr zahlreiche benthonische Spezies aufzuweisen haben. Ohne benthonische Arten scheinen nur die, offenbar also rein pelagischen, Genera *Hastigerina* und *Orbulina* zu sein. (*Candeïna* in dieser Beziehung unsicher; die von Brady erwähnte *Chilostomella ovoïdea* vielleicht nur zufällig ins Pelagial verschleppt.)

Die **Gewichtserleichterung der Schalen** spielt für die Ausrüstung zu pelagischem Leben offenbar eine wichtige Rolle, denn wir haben in dem Kapitel »Über die rationell-selektiven Resorptionsvorgänge« (p. 160—165) gesehen, mit welch einer subtilen Finesse die mit Schwebeborsten ausgestatteten Globigerinen, Orbulinen und Hastigerinen durch Neukammeranlagen wirkungslos gewordene kalkige Stacheln und Wandschichtteile abräumen und an wirkungsvolleren Stellen wieder ablagern, offensichtlich nur, um mit denkbar geringen Kalkmassen hauszuhalten und dadurch jede nicht unbedingt notwendige Beschwerung der Schale zu vermeiden[1]); so räumt auch die an sich schon dünnschalige, aber Schwebeborsten entbehrende, *Globigerina ternata* selbst ihre an sich schon dünnen Septen fort (cf. p. 159, 160; Taf. XXIX Fig. 9, 12 s. KP.), wenn sie ihre Rolle als abschließende Mündungswand ausgespielt haben.

Natürlich werden die Ansprüche auf Gewichtserleichterung je nach dem spezifischen Gewicht und vor allem je nach der Viskosität des umgebenden Meerwassers[2]) verschieden sein, in dem warmen, weniger viskösen, unter geringerem Druck stehenden Wasser der Oberflächenschichten, die ein geringeres spezifisches Gewicht besitzen, auch bei weniger konzentriertem Salzgehalt werden sie größer sein, als in den weniger leichtflüssigen, kälteren, stärker komprimierten Schichten der Tiefe oder als in salzreicheren Meeresstrecken. Ein einfacheres Mittel, als die soeben genannten, zur Gewichtserleichterung ist eine Verdünnung der Wand; entsprechend findet man die Wände der, aus den spezifisch leichteren Oberflächenschichten pelagisch gefischten, Exemplare von *Orbulina universa* fast durchgängig sehr dünnwandig, nämlich von fast unmeßbarer Dünne (Brady **84** p. 609; vgl. auch unsere Taf. XXXVI

[1]) Der Kürze halber final ausgedrückt, aber selektionistisch gemeint.

[2]) Über die Verhältnisse, die das spezifische Gewicht des Meerwassers bestimmen, vgl. Krümmel **07** p. 228 bis 238, 288; über die Wichtigkeit der Viskosität vgl. Wo. Ostwald **03** p. 483.

Fig. 19 Wanddicke 1,28 μ) bis höchstens 18 μ dick (Taf. XXXV Fig. 4), während Bodenexemplare, die aus unterliegenden Tiefenschichten abgesunken sein können, zuweilen eine Wanddicke von 24 μ aufweisen. Die in den pelagischen Fängen der Expedition überhaupt nicht, wohl aber in den Grundproben, angetroffenen, und deshalb wahrscheinlich nur in tieferen Schichten treibenden, Exemplare von *Orbulina imperfecta* nov. zeigten sogar, obgleich sie an sich kleiner als die pelagisch gefischten *Universa*-Exemplare waren, eine Wanddicke von 24—34 μ; ja Brady gibt loc. cit. selbst einen Grenzwert von 63 μ für Bodenexemplare an. Die benthonisch lebende *Globigerina pachyderma* (Taf. XXX Fig. 10—12, 14—17) verdankt ihrer, allen übrigen pelagischen Verwandten gegenüber auffallende, Wanddicke ihre Speziesbezeichnung.

Es gibt indessen, so hebt Kemna loc. cit. hervor, auch Ausnahmen. *Globigerina conglobata* (Taf. XXX Fig. 9a, b; Taf. XXXIII Fig. 18) sowie *Globigerina sacculifera* (Taf. XXXI Fig. 15) haben recht dicke Wände; als Kompensationen hierfür stellen sich aber bei der ersteren eine Abkugelung des Schalenganzen, bei beiden eine Ausbildung akzessorischer Mündungen und bei der *Sacculifera* außerdem noch eine mächtige Erweiterung der Mündung ein. Die pelagische Spezies *Sphaeroidina dehiscens* (Taf. XXXVIII Fig. 13—16) ist viel dickwandiger als die benthonische *Sphaeroidina bulloides* (Taf. XXXVIII Fig. 18, 19), aber sie besitzt als Kompensation für ihr pelagisches Leben mächtige Nahtfurchen zur Aufspeicherung extrathalamer Weichkörpermasse zwischen den Kammern. *Sphaeroidina bulloides* kann trotz ihrer kugligen Gestalt nicht flottieren, weil sie durch ihre, mit einer Zungenbildung verengten, Mündung und die feinen Poren ihrer Wand hindurch nicht leicht genug extrathalames Plasma um ihre Schale herumzuhäufen vermag.

Die bei vielen Globigerinen auffallende Porengröße, die Erweiterung der Mündung, das Auftreten akzessorischer Mündungen bewirken zwar auch eine Ersparnis von Skelettsubstanz und dadurch Gewichtserleichterung, ihr Hauptnutzen besteht aber offensichtlich in der hervorgehobenen Förderung der Kommunikation von Innen- und Außensarkode.

Auch die mehr oder weniger kuglige **Aufblähung** der Kammern, die für die Globigerinen so sehr »bezeichnend« ist, erspart Kalksubstanz und Gewicht, denn die Kugel ist von allen Körperformen diejenige mit der kleinsten Oberfläche; zugleich schafft aber die Kugelform der Kammern eine Vertiefung der Septalnähte und des Schalennabels, die als Repositorien für die äußere Sarkode Bedeutung haben. Die als derartiges Sarkodelager besonders wichtige Nabelhöhle kann mit einem Schutzdach für die unterliegende Sarkode versehen werden, das zugleich als Klammerspange die sonst gar zu lose aneinandergelagerten stark aufgetriebenen Endkammern zusammenhält und an seinen Rändern eine reichliche Zahl schlitzförmiger Öffnungen frei läßt, welche eine rasche Passage des Weichkörpers gestatten. Solche Nabeldächer[1]) können sich als »Klammerlamellen« durch eine entsprechende, einfache Verlängerung der ventralen Wand der Endkammer ausbilden (Taf. XXX Fig. 1b, 3a); oder sie können selbständig von der

[1]) Mechanisch erklären sich die Bildungen sehr einfach; die Nabelhöhle zieht als sehr wirksames Hohlkehlensystem (cf. p. 74) zur Zeit der Abscheidung der Wände die kammerbauende Sarkode in sich hinein, wenn mit dem Größerwerden der Endkammern Nähte und Nabelhöhle tiefer geworden sind und sich die Sarkode so vermehrt hat, daß diese Bildungen in ihr Flußflächengebiet mit hineinfallen.

in die Nabelhöhle eingeflossenen Sarkode auf deren Oberfläche abgeschieden werden, so daß sie als »Klammerplatten« die Nabelhöhle und meist auch größere Strecken der ventralen Septalfurchen, ohne mit einer anderen Kammerwand in direktem Zusammenhang zu stehen, selbständig überziehen (Taf. XXIX Fig. 15, 18, 19 Kl. P., 20, 22; Taf. XXX Fig. 4b); oder sie können sich auch in dieser Selbständigkeit noch kammerartig aufblähen und dadurch zur »Klammerkammer« werden (Taf. XXIX Fig. 24b).

Die Auftreibung der Kammern dehnt die Gehäuse, ohne bei der kugligen Gestalt der Wände ihr Gewicht zu erhöhen, auf weiteren Umfang auseinander und erhöht dadurch aus selbstverständlichen Gründen ihre Schwebfähigkeit (cf. p. 26).

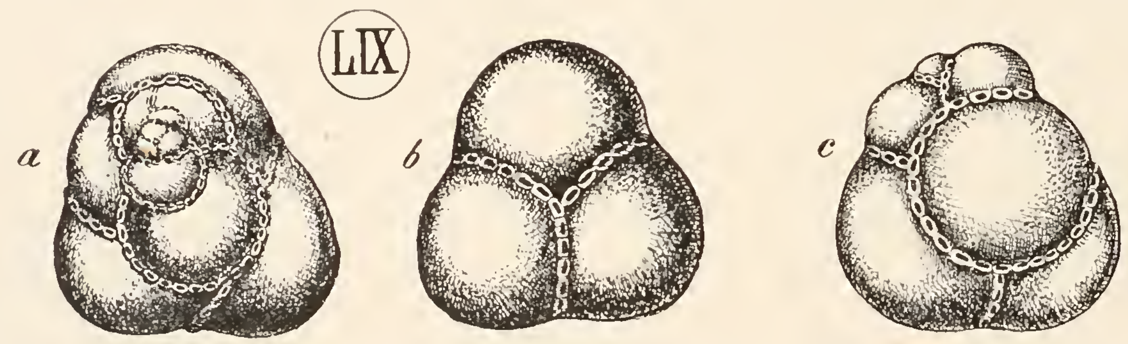
Je weiter die kuglige Aufblähung geht, desto günstiger wird die Kammerform auch deshalb schon, weil die mit Kalk zu deckende Oberfläche relativ immer mehr abnimmt; man findet daher oft bei den pelagischen Formen eine relativ steile Größenprogression der Kammern, die zu einer sehr plötzlichen Vergrößerung der Endkammern führt. Auf diese Weise verringert sich die Anzahl der Kammern im letzten Umgang fast allgemein aus bloßem Platzmangel (Kemna loc. cit. p. CXVIII), z. B. zeigt die *Pulvinulina* auf Taf. XXVII Fig. 18a in ihrem ersten Umgang sieben Kammern, in ihrer Schlußwindung aber nur fünf, *Globigerina triloba* in ihrem ersten Umgang (Taf. XXXII Fig. 5) sogar acht Kammern, in ihrer Endwindung aber bloß drei u. dgl. m., und man kann in einem gewissen Sinne mit Kemna sagen, daß *Orbulina* in dieser Hinsicht nur einen extremen Fall darstellt, der infolge gewaltiger Auftreibung der Endkammer nur noch eine einzige Kammer im letzten Umgang zuläßt. Die Genese der kugligen Endkammer von *Cymbalopora bulloides*, die Kemna in gleichem Sinne deuten möchte, ist aber anderer Art und verdient eine andere Wertung. Hier wird, wie ich aus den mir vorliegenden Exemplaren schließen muß, die kuglige Schwimmkammer nicht als nur besonders großes Schlußglied der Kammerreihe angelegt, sondern es findet, wie beim azervulinen Schalentypus (cf. p. 86), eine multiple Kammerbildung von mehreren Kammern aus gleichzeitig statt, deren Neukammerblasen zunächst in dem Nabelhohlraum nebeneinander herunterhängen, dann aber gleichsam als sekundäre Schalensubstanz eine gemeinsame zusammenhängende Hülle abscheiden, welche sie — die Neukammerblasen — eng umschließt, und zuletzt allein überbleibt (Textfig. LVIII), da die im Nabelhohlraum gelegenen Neukammerblasen nachträglich wieder (offenbar wegen Gewichtsersparnis) resorbiert werden. Abgesehen von dieser mehrkammerigen Herkunft ist aber auch hier wie bei *Orbulina* die Tendenz, zu Schwebezwecken eine Kugel zustande zu bringen, unverkennbar, und derselben Tendenz folgen auch noch andere pelagische Arten, indem sie die Gesamtheit ihrer Kammern, das Schalenganze also, nach Möglichkeit zu einer mehr oder weniger deutlichen Kugel zusammenzuordnen pflegen, z. B. *Globigerina conglobata* (Taf. XXX Fig. 9a), *Pullenia obliquiloculata* (Taf. XXXVIII Fig. 4) oder *Sphaeroidina dehiscens* (Taf. XXXVIII Fig. 15, 16).



Figur LVIII.
Cymbalopora bulloides (d'Orb.), die ursprünglichen aus dem Nabelhohlraum heraushängenden Neukammerblasen sind bereits in Resorption begriffen und schimmern nur noch schwach durch die Ballonhülle durch; die Ballonhülle hat eine Mündungsröhre, die großen Poren sind in derselben aber noch nicht zur Anlage gekommen. Größe = 0,31 mm; Vergr.: 152 : 1.

Geschieht die Aufbauschung der Kammern vorwiegend in radiärer Richtung, so wird die Form zum Schweben noch geeigneter, da die abstehenden Kammerarme die Schale tragen helfen; dieses Prinzip läßt sich aber nur dann für die Kammern mehrerer Umgänge verwenden, wenn die Helikospirale eine genügende Höhe hat, um bei dieser Kammerreckung die abstrahlenden Kammerenden so im Raume zu verteilen, daß sie sich gegenseitig nicht ins Gehege kommen, wie bei *Hastigerina digitata* (Taf. XXXVII Fig. 9—10), andernfalls — so bei *Globigerina sacculifera* (Taf. XXXI Fig. 15) und bis zu einem gewissen Grade auch bei *Globigerina radians* (Taf. XXIX Fig. 2—4) — bleibt die Radiärreckung auf den Schlußumgang beschränkt.

Als Belege für das **Größerwerden der Poren** bei pelagischer Lebensweise führt Kemna (loc. cit. p. CXIX) folgende Beispiele an. Bei der benthonischen *Globigerina pachyderma* sind die Poren $2^1/_2$ μ weit[1]), bei *Globigerina conglobata,* die manchmal trotz ihrer Schalendicke pelagisch



Figur LIX.
Candeina nitida d'Orb. mit Poralmündungen in den Kammernähten; übrige Schalenwand sehr fein perforiert; *a* = dorsal; *b* = ventral; *c* = von der Seite; die Poralmündungen sind auf dem Primordialende der Schale kleiner als am Wachstumsende Fig. *a* und *c*. (Nach Brady **84** t. 82 f. 14—16.) Vergr.: ca. 70 : 1.

angetroffen wurde, erreichen sie $8^1/_2$ μ, bei der stets pelagischen *Globigerina sacculifera* 10 μ, bei *Orbulina* werden sie noch größer, vereinzelt bis 21 μ. Die oft pelagische *Pullenia obliquiloculata* (Taf. XXXVIII Fig. 4—12) hat Poren von 5 bis 6,3 μ Durchmesser; die ausschließlich benthonische *Pullenia sphaeroides* (Taf. XXXVIII Fig. 1, 2) nur solche von 1 μ; ebenso zeichnet sich die pelagische *Sphaeroidina dehiscens* (Taf. XXXVIII Fig. 13—16) durch 10 μ weite Poren vor der benthonischen *Sphaeroidina bulloides* (Taf. XXXVIII Fig. 18) mit Poren von nur 2 μ Durchmesser aus. *Candeina nitida* besitzt zwar trotz pelagischen Lebens Feinporen von 1 μ, sie trägt aber als Kompensation zahlreiche größere Schalenöffnungen (Poralmündungen) in den Kammernähten (Textfig. LIX).

Die **Weite der Mündungen** ist bei den pelagischen Formen fast durchgängig so auffallend, daß es ausreicht, auf die diesbezüglichen Abbildungen zu verweisen[2]); bei der benthonischen

[1]) Wenn Kemna loc. cit. angibt, daß *Globigerina pachyderma* unter den Globigerinen die kleinsten Poren besäße, so stimmt das allerdings nach meinen Untersuchungen nicht mehr; die Poren der primitiven pelagischen Spezies (Taf. XXIX, Fig. 2—26) sind z. T. viel enger; letztere haben aber eine viel weitere Mündung als *Gl. pachyderma.*

[2]) Taf. XXIX Fig. 1c; Taf. XXX Fig. 2, 7, 8, 21; Taf. XXXI Fig. 3, 10, 11, 16; Taf. XXXII Fig. 4, 9; Taf. XXXIII Fig. 18, 19, 20, 23, 24; Taf. XXXVI Fig. 3, 4, 6; Taf. XXXVII Fig. 9b, 10; Taf. XXXVIII Fig. 5, 7, 13, 15.

Globigerina pachyderma (Taf. XXX Fig. 10, 11) ist dagegen die Mündung in der Regel so klein, daß es meistens schwer hält, sie überhaupt nachzuweisen, und selbst, wenn sie größer und leichter sichtbar wird (Taf. XXX Fig. 15b), erreicht sie doch nie die auffallende Größe pelagischer Globigerinen. Auch bei den pelagischen Pulvinulinen ist die Mündung zwar relativ groß (Taf. XXVII Fig. 2, 18b), sie erreicht aber hier die sonst auffallende Weite der Mündung pelagischer Formen ohne Frage nicht; das erklärt sich vielleicht daraus, wie ich Kemna zustimmen möchte, daß nach meinen schon anderwärts[1]) mitgeteilten Erfahrungen *Pulvinulina* (für *Pulvin. menardii* konstatiert) von Diatomeen und kleinen Radiolarien lebt, während die Globigerinen Kopepoden zu bewältigen haben, deren Abfangen wahrscheinlich ein rasches Vorschicken größerer Sarkodemassen durch die Mündung notwendig macht[2]), indessen die *Pulvinulina* den Erwerb ihrer kleineren Beutestücke mit geringeren Sarkodequanten betreiben, und darum sich auch mit einer kleineren Mündung behelfen kann, die aber immerhin groß genug ist, der zum Schwimmen benötigten Außensarkode rasche Entfaltung zu ermöglichen; die Hohlkehle vor der Mündung (Taf. XXVII Fig. 18b) tritt hier außerdem helfend hinzu.

Mit dem Offenbleiben von Kammermündungen hat es folgende Bewandtnis: während bei polythalamen Formen in der Regel nur die Mündung der letzten Kammer als nach außen führende »Schalenmündung« oder »Endmündung« funktioniert, während diejenigen der früheren Kammern von ihren Vorderkammern überdeckt werden und als »Kammermündungen« nur Kammer mit Kammer verbinden, legt sich bei vielen Globigerinen die Neukammerblase so ausgesprochen seitlich ihrer Hinterkammer an[3]), daß die Neukammer die Mündung ihrer Vorgängerin nicht ganz überdeckt, und diese darum nach der Nabelhöhle hin dauernd offen bleibt. Es münden dann die offen bleibenden Kammermündungen jede für sich in die, in solchen Fällen meist besonders weite, Nabelhöhle hinein, und jede Kammer ist dadurch in die Lage gesetzt, ihre Sarkode gegebenenfalls dorthin ausfließen zu lassen. Die Nabelhöhle wird in solchen Fällen als Atrium bezeichnet; denn sie erscheint wie ein Vorhof, zudem jede Kammer ihren eigenen Zugang hat. Daß bei solcher Anordnung ein besonders ausgiebiger und rascher Sarkodeaustausch vom Schaleninnern nach außen möglich wird, liegt auf der Hand; außer bei zahlreichen Globigerinen findet sich die gleiche Einrichtung auch bei der gleichfalls mit einer weiten (allerdings später durch die Ballonkammer sekundär überdeckten) Nabelhöhle ausgestatteten *Cymbalopora bulloides* (Fig. LVIII).

Wie in dem eben angeführten Falle die Nabelhöhle als Repositorium für Sarkodezusammenhäufungen besonders zugängig gemacht wird, so geschieht dies in anderen Fällen fast ebenso häufig auch mit den Septalfurchen, indem sich nach der Dorsalseite hin **akzessorische Mündungen** in sie hinein öffnen. Diese Erscheinung stellt sich erst mit dem Größer-

[1]) Rhumbler **01** p. 2.

[2]) Auch die Hastigerinen haben als nachweisliche Kopepodenfänger ganz besonders große Mündungen (Taf. XXXVII Fig. 9b; 10).

[3]) Die kammerbauende Sarkode wird von der Hohlkehle der Septalfurche des voraufgehenden Umganges nach der Dorsalseite hin verlagert, so daß sie sich von der stark gewölbten Ventralseite mehr oder weniger zurückzieht und dabei die hinterwärtigen Teile der Mündung der Hinterkammer freilegt.

werden der Kammern ein, und ist außer bei vielen Globigerinen[1]) auch bei dem *Globigerina*-Einschluß mancher Orbulinen (Taf. XXXIV Fig. 9; Taf. XXXV Fig. 4 a. M.; Taf. XXXVI Fig. 3, Fig. 18 akz. M.) zu finden. Von den primären Mündungen, die in allen Fällen in ihrer angestammten ventralen Lagerung verharren, sind diese akzessorischen Mündungen durch ihre dorsale Lagerung unterschieden. Die schon erwähnten, in ähnlicher Weise wirksamen Septalfurchenöffnungen der *Candeina nitida* (Textfig. LIX) sind dagegen als Poralmündungen zu deuten, sie ersetzen nämlich allem Anschein nach, wenigstens bei älteren Schalen, zuweilen oder immer die fehlende primäre Mündung nebenher auch in anderer Beziehung[2]).

Die Ausnutzbarkeit von Nabelhöhle und Septalfurchen für die Aufspeicherung vorgeschickter Sarkode erscheint bei *Sphaeroidina dehiscens* durch **lappige Umrandungen** besonders gefördert (Taf. XXXVIII Fig. 13, 15, 16); sie erhöhen die Ränder der Unterkunftsräume, machen letztere dadurch größer und geben zugleich eine seitliche Schutzwand für die aufgestapelte Sarkode ab. Gewisse Anfänge zu diesen Bildungen finden sich im übrigen auch bei *Pullenia obliquiloculata*, bei der die Mündungswand zwar in der Regel dellenartig eingezogen ist (Taf. XXXVIII Fig. 4), bei der aber gelegentlich auch die Mündung mit einem vorgewulsteten Kragen (Taf. XXXVIII Fig. 7) umgeben sein kann und bei der sogar lappige bis zottige Bildungen die Nabelhöhle in der Mündungsnähe umstellen können (Taf. XXXVIII Fig. 8a, b, z. P.). Man könnte derartige Exemplare für jugendliche *Sphaeroidina dehiscens* anzusprechen geneigt sein; sie zeigen aber auf ihren Endkammern die feine Perforation der *Pullenia obliquiloculata*, während *Sphaeroidina dehiscens* erheblich größere typisch birnförmige Poren (Taf. XXXVIII Fig. 14) besitzt.

Aus einer Umlappung des Mündungsgebietes ist wohl ohne Frage auch die eigentümliche, an eine Miliolidenzunge erinnernde Mündungsplatte der benthonischen, feinporigen *Sphaeroidina bulloides* (Taf. XXXVIII Fig. 19) entstanden zu denken; die Umlappung hat sich hier aber nur so kärglich entwickelt, daß sie planktonischem Leben bei der Enge der Poren nicht Vorschub zu leisten vermochte.

Die auffälligsten und darum auch die bekanntesten Bildungen, die das pelagische Leben den Foraminiferen angezüchtet hat, sind aber ohnstreitig die **Schwebeborsten** und **Schwebelanzen,** über deren systematische, keineswegs allgemeine Verbreitung, über deren Genese und bemerkenswertes Verhalten bei der Neukammerbildung wir oben schon alles Wesentliche mitgeteilt haben, so daß in diesen Beziehungen nur auf die früheren Stellen p. 147—155, 160—165 verwiesen zu werden braucht.

Diese Fortsatzgebilde vergrößern die Schalenoberfläche und hierdurch in bekannter Weise Reibungswiderstand und Schwebefähigkeit[3]). Ihre Länge ist eine sehr verschieden-

[1]) Taf. XXXI Fig. 5, 6, 12, 15, 16; Taf. XXXII Fig. 7, 10—12, 15a, 16, 17; Taf. XXXIII Fig. 22.

[2]) Leider kenne ich *Candeina nitida* nicht aus eigener Erfahrung. Wenn sie wirklich keine Hauptmündung hat, wie Kemna (loc. cit. p. CXXI) behauptet, so muß sich auch die Kammerbildung unter Benutzung der Septalmündungen vollziehen. Die Septalmündungen müßten dann in der Endkammer entweder stets am größten sein, damit sie der kammerbauenden Sarkode besonders erleichterten Austritt gewähren, oder es muß auch multiple Kammerbildung vorkommen.

[3]) Die durch Stacheln herbeigeführte Schwebefähigkeit hat in neuerer Zeit vor allem für die Radiolarien eine mehrfache mechanische Analyse ihrer Wirksamkeit erfahren; cf. Brandt **92**; Chun **03** p. 78; Wo. Ostwald **03** p. 481; Popofsky **04** p. 12—16; Häcker **04** p. 592—594; Steuer **10** p. 197 und ff.; für Crustaceen cf. Chun **96** p. 100.

artige, auch innerhalb der gleichen Spezies, und ist selbst bei verschiedenen Individuen des gleichen Fundortes großer Schwankung unterworfen; so fand ich z. B. in dem Fang J. Nr. 178, der nur bis 100 m Tiefe reichte [eine Tiefe, welche die Globigerinen nach späteren Erörterungen ohne Schwierigkeit durchwandern, so daß eine Tiefenschichtwirkung bei dieser Ungleichheit der Borstenlänge nicht in Frage kommt], Individuen von *Globigerina triloba*, die einen Stachelquotienten von nur 0,030 : 0,137 = 0,22 aufzuweisen hatten neben solchen mit einem Stachelquotienten von 0,132 : 0,168 = 0,78, wobei unter Stachelquotienten das Verhältnis von Stachellänge zum Schalendurchmesser gemeint ist, so daß also die Borstenlänge im ersten Falle nur 0,030 mm bei einer Schale von 0,137 mm Durchmesser, im zweiten Falle aber 0,132 mm bei einer Schale von 0,168 mm Durchmesser betrug; im Fang J. Nr. 159 schwankte der Stachelquotient zwischen 0,14—0,83; und ähnliches zeigte sich auch bei allen anderen Fängen. In einer Hinsicht scheint sich übrigens doch ein Einfluß des umgebenden Meerwassers auf die relative Borstenlänge geltend zu machen. In spezifisch leichterem Seewasser liegt die Maximalgröße des Stachelquotienten allem Anschein nach höher als in spezifisch schwerem Meerwasser. Ich fand z. B. unter vielen Individuen der nachstehenden Fänge folgende maximale Stachelquotienten:

Fang Nr.	Tiefe m	Temperatur der Oberfläche	Salzgehalt ‰	Maximaler Stachelquotient	Berechnet aus: mm der Stachellänge / mm des Schalendurchmessers
159	0—400	26,7 C	34,8	0,83	0,210 : 0,252
178	0—100	26 C	35,3	0,78	0,132 : 0,168
213	0—400	25,8 C	35,8	0,64	0,270 : 0,420
216	0—400	25,5 C	36,8	0,70	0,168 : 0,240

In dieser Tabelle entspricht zufällig die Folge der Ordnungsnummer einem Fallen der Temperatur und einem Steigen des Salzgehaltes, so daß das spezifische Gewicht des Meerwassers mit der Journalnummer zunimmt; der maximale Stachelquotient sinkt aber von 0,83 auf 0,70 mit der Steigerung des spezifischen Gewichtes[1]).

Es handelt sich hier offenbar um dieselbe Erscheinung, auf die Wesenberg-Lund (Biol. Zentralbl. 1900 p. 606) zuerst aufmerksam gemacht hat, nämlich um die Tatsache, daß bei einer ganzen Reihe von Planktonorganismen[2]) die zugunsten der Schwebefähigkeit vorhandenen Fortsätze um so länger werden — oft sogar in temporärem Wechsel —, je geringer das spezifische Gewicht des umgebenden Wassers gleichzeitig ist. Die im Sommer erzeugten Individuen von Cladoceren, Rotatorien und Peridinien haben in dem spezifisch leichteren

[1]) Die Berechnungen wurden ohne Kenntnis der erst später nachgesehenen Temperaturen und Salzgehalte vorgenommen, so daß sie in keiner Weise durch subjektive Momente beeinflußt sein können; es wurden nur solche Schalen berücksichtigt, deren Stacheln bis zum Ende erhalten schienen; doch stoßen sich die Stachelenden sehr leicht ab, ohne daß sich dies immer erkennen ließe; eine Nachprüfung an weiterem, vor allem frischem, Material bleibt daher immerhin erwünscht.

[2]) Für Ceratien fand Chun (**00** p. 73) in verschieden temperierten Meeresströmungen verschiedene Länge der Schwebfortsätze; auf das ähnliche Verhalten der Globigerinen habe ich bereits anderwärts (Rhumbler **01** p. 7) aufmerksam gemacht.

Sommerwasser größere Fortsätze als die in kälterer Jahreszeit in spezifisch schwererem Wasser herangewachsenen Individuen.

Bei den Globigerinen bleibt indessen zu beachten, daß die Borstenverlängerung in leichter flüssigem Wasser sich keinenfalls auf alle Individuen erstreckt. Das erklärt sich wohl daraus, daß die in weniger viskösem Wasser gesteigerte Gefahr, abzusinken, nicht bloß durch eine entsprechende Verlängerung der Stacheln wettgemacht werden kann (wie bei den genannten Cladoceren, Peridinien usw.), sondern bei den Globigerinen auch durch eine extensivere Entwicklung der extrathalamen Sarkode mit ihrer eventuellen, später zu erörternden Schwimmgallerte. Es wird eben nicht die Borstenlänge als solche, sondern die »Schwimmfähigkeit« insgesamt gezüchtet; alle Faktoren, die die Schwebfähigkeit fördern, können in dem leichteren Wasser füreinander vikariierend zu sehr ungleicher Entfaltungsstufe entwickelt werden (cf. auch Häcker **08** p. 573).

In ähnlicher Weise mag es sich wohl auch erklären, wenn Popofsky (**04** p. 121) unter den Radiolarien zwar die Acanthometriden *Zygacanthidium complanatum*, *Acanthonia muelleri* und *Acanthonia fragilis* in dem spezifisch schwereren salzreicheren Wasser des Mittelmeeres stets mit kürzeren Schwimmstacheln ausgerüstet fand als diejenigen, die aus dem salzärmeren Atlantik stammten, daß aber die Spezies *Acanthonidium tetrapterum* gerade das umgekehrte Verhalten zeigte. Letztere mag eben im Atlantik in anderer Weise die zur Schwimmfähigkeit im leichteren Atlantikwasser ja unbedingt notwendigen Umwandlungen erreicht haben [1]). Die Unterschiede, die sich hier aber zwischen verschiedenen Spezies zeigen, sind bei *Globigerina triloba* als Varianten einer einzigen Spezies zu finden.

In betreff der Anordnung der Schwebestrahlen, die bei den Radiolarien bekanntlich meistens eine bestimmte und zweckmäßige zu sein pflegt (Müllersche und Brandtsche Stachelanordnung; Popofskis Dreigürtelstellung; zahlreiche Ausführungen bei Häcker **08** usw.), läßt sich für die pelagischen Foraminiferen als Regel nur das eine angeben, daß die Stacheln den Schalenwänden senkrecht aufsitzen; ihre Verteilung pflegt in den weitaus meisten Fällen eine allwärtige zu sein, zu einer besonderen Gruppierung der Stacheln kommt es nur in ganz vereinzelten Fällen. Mehr oder weniger deutlich tritt eine besondere Anordnungsweise eigentlich nur bei dem Genus *Hastigerina* hervor, bei dem die Schwebelanzen vorzugsweise an den peripheren Schalenrändern aufgestellt zu sein pflegen (Taf. XXXVII Fig. 2, 9a, 9b), doch zeigen die bei dem Exemplar Taf. XXXVII Fig. 10 abgebildeten stehengebliebenen Basen abgebrochener Lanzen dicht an der Mündung (links von ihr), daß diese periphere Anordnungsweise auch hier noch kein Gesetz ist. In ähnlicher Weise waren die Stacheln noch nicht von der Ballonkammer eingehüllter Orbulinen [2]) meistens am peripheren Schalenrande besonders kräftig und zahlreich entwickelt (Taf. XXXV Fig. 8, XXXVI Fig. 1—4). Durch eine derartige vorzugs-

[1]) Auch Häcker (**08** p. 573) hebt hervor, daß sich der Radiolarienkörper den Verhältnissen der Außenwelt auf sehr verschiedenem Wege unter Zuhilfenahme sehr mannigfacher Strukturverhältnisse angepaßt hat.

[2]) Doch scheint bei *Orbulina* die Anordnungsweise der Stacheln auf dem *Globigerina*-Einschluß überhaupt großem Wechsel unterworfen zu sein. Die von der Ballonkammer eingehüllten Stadien zeigen oft auf der evoluten Dorsalseite einen besonders reichlichen Stachelbesatz (Taf. XXXIV Fig. 9; Taf. XXXVI Fig. 7, 11, 19), zuweilen ist er aber auch auf dieser Seite nur sehr gering (Taf. XXXV Fig. 4); ein peripherer Stachelreichtum zeigt sich bei dem Exemplar (Taf. XXXV Fig. 3) u. dgl. m.; die ursprünglichen Anordnungsverhältnisse lassen sich innerhalb der Ballonkammer aber schwerlich genau eruieren, da nach der Umhüllung viele Stacheln durch die früher (p. 162, 163) beschriebenen rationell-selektiven Resorptionsvorgänge entfernt worden sind.

weise Aufstellung der Stacheln auf der Schalenperipherie wird der äußere Reibungswiderstand oder der sogenannte »Formwiderstand« (unter der nicht unwahrscheinlichen Voraussetzung, daß der periphere Schalenrand beim Schweben horizontal eingestellt wird) durch Vergrößerung der Vertikalprojektion der Schale, d. h. ihrer sogenannten »Projektionsgröße« sehr erheblich vermehrt.

Von Chunschen und Ostwaldschen Überlegungen ausgehend, formuliert Häcker (**08** p. 561) die Bedingung für das Schweben eines Körpers durch die Formel

$$\frac{1}{s_k - 1} \cdot \frac{(q_k + q_a)}{V_k} \frac{(S_m)}{t_m} = \text{Max.},$$

in welcher q_k = den Querschnitt, spezieller die »Projektionsgröße« des betreffenden Körpers, q_a = die Projektionsgröße seiner Apophysen, V_k = sein Volumen, s_k = sein spezifisches Gewicht, S_m aber den Salzgehalt (spez. Gewicht) und t_m die Temperatur des äußeren Mediums (des Meerwassers) bedeuten. Der Sinn und das Zustandekommen dieser Formel ist ohne weiteres klar, ein Körper schwebt um so leichter, je größer sein Querschnitt bzw. seine Projektionsgröße, je höher der Salzgehalt des Meerwassers und je geringer sein Übergewicht (s_k—1), je kleiner sein Volumen, je geringer die Temperatur des umgebenden Meerwassers ist. Daß der Querschnittskoeffizient durch die angegebene Stachelaufstellung am peripheren Schalenrand eine sehr wirksame Steigerung erfahren muß, ist selbstverständlich[1]); merkwürdig erscheint, daß eine solche Anordnungsweise nicht weiter verbreitet ist; vermutlich ist bei den meisten Globigerinen die Stellung während des Schwebens keine gesetzmäßig orientierte [was sich natürlich ohne die beim Schweben helfenden Weichkörperteile nicht entscheiden läßt], so daß nur unter besonderen Bedingungen der periphere Schalenrand die Projektionsgröße beherrscht.

Für *Pulvinulina menardii* wird dagegen eine vorwiegende Einstellung des peripheren Schalenrandes in die Horizontalebene ungefähr nach Fallschirmart anzunehmen sein, und auch hier kann die Projektionsgröße durch Aufstellung von kleineren Zapfen auf dem Rande eine nicht unwesentliche Steigerung erfahren, wie dies bei der Varietät *fimbriata* (Taf. XXVII Fig. 18) deutlich zutage tritt. Die starke **dorsoventrale Abplattung** (oft erheblich deutlicher als in Fig. 2 Taf. XXVII) führt in anderen Fällen allein die Projektionsgröße dieser *Pulvinulina* auf die nötige Höhe, indem sie den Querschnitt in der Horizontalen vergrößert, und sie macht außerdem ein schnelles Absinken des Schalenträgers aus Stellen der Gefahr oder sonst unzusagender Lebensbedingungen möglich, nämlich dann, wenn der periphere Rand in die Vertikale eingerichtet wird; sie hat sozusagen zwei Projektionsgrößen, die umfangreichere (bei Einstellung ihres peripheren Randes in die Horizontale) zum Schweben, die bedeutend geringere (bei Einstellung des peripheren Randes in die Vertikale) zum Sinken.

Die Anpassungen des Weichkörpers an das pelagische Leben werden später besprochen werden.

---

[1]) Um die Wirksamkeit der Stachel auf dem Horizontalquerschnitt zum Ausdruck zu bringen, hat Häcker erst neuerdings das mittlere Glied seiner Schwebeformel durch $\frac{(q_k + q_a)}{v_k}$ ausgedrückt; früher (Häcker **04** p. 594) war nur $\frac{q_k}{v_k}$ gesetzt worden.

C. Parasitismus.

a) Foraminiferen und eventuell als solche anzusprechende zweifelhafte Organismen als Immigranten oder Parasiten in fremden Foraminiferenschalen.

In größeren sandschaligen Foraminiferengehäusen, vor allem in solchen von *Saccammina sphaerica*, aber auch in anderen (z. B. *Reophax, Verneuilina* usw.)[1]), findet man zuweilen mehr oder weniger schlauchförmige Allogromiinen und Rhizammininen, die sich offenbar den Schutz ihres Gasthauses zunutze machen und dabei ihre Schale in wenig festem biegsamen Zustand belassen haben. Ein derartiger Eindringling wurde zuerst im Jahre 1877 von Carpenter[2]) als »large parasitic Protozoon of the Gregarine type« erwähnt; dann beschrieb ich aus *Saccammina*-Gehäusen von Christiansand (**94**a p. 587—615) fünf verschiedene Formen[3]), die noch im gleichen Jahre von Schaudinn (**95**c p. 4) wiederum in *Saccammina*-Gehäusen bei Bergen wiedergefunden und identifiziert werden konnten. Seit dieser Zeit ist von diesen interessanten Formen nichts wieder verlautet; kurze Diagnosen derselben finden sich bei Rhumbler **03** p. 201, 211, 212, 253, 254, wo sie auch ihre systematische Eingliederung zwischen andere freilebende Formen gefunden haben, Ausführlicheres in meiner vorher erwähnten Arbeit.

Interessant sind von diesen Formen besonders *Dactylosaccus vermiformis* und *Rhynchogromia variabilis*, da beide ihrem äußeren Habitus nach außerordentlich an Gregarinen erinnern, aber noch an ihrem verbreiterten Vorderende, das mit einem aus- und einstülpbaren Stomostyl ausgestattet ist, offenbar Pseudopodien auszuschicken vermögen; es scheint nicht unwahrscheinlich, daß es sich hier um richtige Vorfahrenformen von Gregarinen handelt[4]), die aber auch im erwachsenen Zustand die Befähigung zur Pseudopodienbildung nicht verlieren. Die von ihnen bezogenen Gehäuse enthielten meist gar keine oder doch nur ganz wenige, kaum lebenskräftige Reste des ursprünglichen Bewohners[5]), dabei zeigten zuweilen Diatomeenpanzer oder in Zerfall begriffene Kopedodenmuskel (Rhumbler **94**a t. 25 f. 111c), daß die Eindringlinge von ihrem Schutzorte aus durch die Mündung der *Saccammina* hindurch ihren Nahrungsfang betrieben, denn im Inneren des *Saccammina*-Weichkörpers selbst wurden Kopepodenmuskel sonst nie bemerkt; solche von außen aufgenommene Gebilde wurden aber in *Ophiotuba* und *Dendrotuba* vermißt; es scheinen sich hier Übergänge von bloßem Eindringen in leere oder absterbende Schalen bis zur parasitären Vernichtung des ursprünglichen Insassen zu finden.

Einmieterschaft in fremde Gehäuse oder eventuell auch wenigstens »partieller« Parasitismus ist aber nicht auf die genannten primitiven monothalamen Formen[6]) beschränkt, sie

[1]) *Rhynchogromia* wurde einmal sogar in einer Wurmröhre gefunden.

[2]) Carpenter, W. B. in: Proc. roy. Soc. London. v. 25; 1877; p. 223.

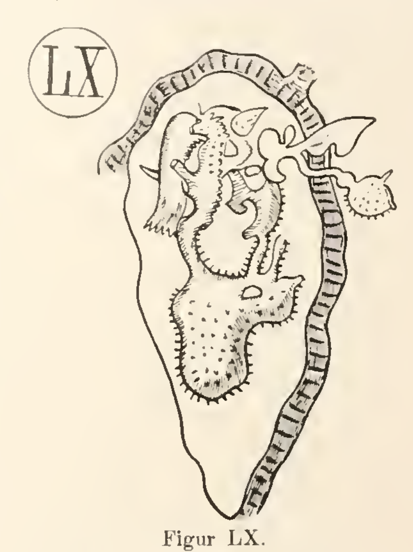
[3]) Sie heißen: *Dactylosaccus vermiformis, Rhynchosaccus immigrans, Rhynchogromia variabilis, Dendrotuba nodulosa* und *Ophiotuba gelatinosa.*

[4]) cf. Rhumbler (**95** p. 80, 81 Fußnoten).

[5]) Carpenter (**77**) fand neben dem Eindringling häufig noch den Weichkörper des Wirtes, aber zu einem Klumpen zusammengeschrumpft, so daß er teilweise von dem Eindringling aufgezehrt zu sein schien.

[6]) Ein zweifelloser, offenbar aber »filoser«, *Gromia* sehr ähnlicher, Parasit in *Salpa mucronata* und *Salpa democratica* (Hafen von Messina) ist von Bargoni als *Salpicola amylacea* beschrieben worden (cf. Bargoni **94**); er konnte im Plasma *Amyla* nachweisen; eine weitere Annäherung an die Gregarinen, für die Bütschli (**80** p. 517) bekanntlich die Anwesenheit von Amyloidkörnern mit Sicherheit nachweisen konnte.

kommen auch bei einigen polythalamen Formen vor. Wie sich die oben p. 215 genannte kalkschalige *Ramulina grimaldii* [1]) zwischen Lücken von anderen kalkigen Fremdkörpern hineinzwängt, so findet man *Ramulina globulifera* nach den Mitteilungen von Jones und Chapman (**97** p. 344 f. 18—22) gelegentlich auf fossilen Echinodermenschalen (aus der Kreide) angeheftet, wo ihre, röhrige Kammerteile durch die Ambulacralporen hindurchtreten können, sich sonst aber mit gelegentlichen Anschwellungen auf den Breitflächen dieser Kalkpanzer ausbreiten. Ihre rezenten Artgenossen — sofern es sich hier wirklich in beiden Fällen um *Ramulina globulifera* handelt — bekunden diese alte Vorliebe für fremde kalkwandige Wohnräume bisweilen dadurch, daß sie sich in den Kammern der Foraminifere *Carpenteria raphidodendron* Moeb. ansiedeln und hier sogar mit ihren Stolonen die Kammerwände zu durchsetzen vermögen, so daß sie diesen gegenüber Resorptionsfähigkeit zu besitzen scheinen. Duncan (**80** p. 377 t. 10), der diese Befunde machte, schrieb sie einer parasitär abgeänderten Calcispongie zu, die er als *Moebiusispongia parasitica* bezeichnete, bis A. V. Jennings (**96** p. 317) sie als *Ramulina* deutete [2]). Die bewohnten *Carpenteria*-Kammern enthielten z. T. noch Weichkörperteile des Wirtes, der parasitäre Einmieter konnte auch Kammern durch die Wände seines Gastraumes hindurch nach außen entwickeln, also auch hier nur »partieller« Parasitismus.



Figur LX.
Ramulina globulifera Brady (?) in einer Kammer von *Carpenteria*; nach Jones und Chapman (**97** p. 341 f. 7). — Vergr. nicht angegeben.

Als *Ramulina* unter der Speziesbezeichnung *Ramulina parasitica* deutete schon im Jahre 1889 Carter [3]) einen in fossilen *Orbitolites*-Schalen angetroffenen Einmietling, der dort Netzwerke von mehr oder weniger aufgeblasenen Kammern mit dazwischenliegenden röhrigen Stolonen bildet und der von den Kammern des Wirtes aus auch ins Freie treten kann; Jones und Chapman (**97**) haben diese Form nicht in ihren sonst sehr vollständigen *Ramulina*-Katalog aufgenommen; sie erwähnen sie überhaupt nicht. In der Tat scheint mir die Zugehörigkeit dieser Form sowohl als die Zugehörigkeit derjenigen, die in *Carpenteria* vorkommt und bei *Ramulina globulifera* eingestellt worden ist, zu dem Genus *Ramulina* so lange noch nicht ganz sicher, als man nicht bei beiden die *polymorphina*-artigen Anfangskammern nachgewiesen hat, die allein hier Gewißheit zu geben vermögen. Denn polythalame Einmietlinge mit angeschwollenen Kammern und dazwischen eingeschalteten röhrenförmigen Stolonen stellen auch die im systematischen Teil näher beschriebenen *Hospitella fusca*-Formen mit ihrer mannigfach variierenden Ausgestaltung dar, und es kann kein Zweifel darüber obwalten, daß *Hospitella* nichts mit Ramulinen zu schaffen hat.

Hospitella gen. nov. ist eine Nodosamminide mit beutel- oder flaschenförmig aufgetriebenen Kammern (Taf. IX Fig. 3—7; Taf. XXIX Fig. 23), die sich mit kürzeren oder längeren Stolonen-

[1]) Vgl. auch die oben (p. 215) genannte *Amphicoryne parasitica* Schlumb.

[2]) Jones und Chapman (**97** p. 341 f. 7) haben sie dann, einer Vermutung Duncans folgend, der *Ramulina globulifera* Brady zugeordnet, obgleich sie sehr viel kleiner als letztere ist.

[3]) Carter **89** p. 94 t. 8.

hälsen voneinander absetzen; sie kann dabei ebenso wie die vorher genannten Formen gelegentlich auch verzweigt sein (Taf. IX Fig. 3 bei v.), und krümmt ihre Kammerreihen nach Maßgabe des zur Verfügung stehenden Wohnraumes hin und her oder häuft sie auch unregelmäßig zusammen (Taf. IX Fig 4) oder zeigt zuweilen auch eine Neigung zu spiraler Anordnung an ihrem Primordialende (Taf. IX Fig. 5); nie aber lassen sich *polymorphina*-artige Zusammenordnungen der Kammern, die auf *Ramulina*-Verwandtschaft deutbar wären, erkennen. Sie siedelt sich recht häufig in Pulvinulinen- und Globigerinenschalen, bei weitem seltener auch in größeren sandschaligen Formen (Taf. IX Fig. 4) an und kann mit ihrer Mündung auch nach außen dringen (Taf. IX Fig. 5, Oe); ihre Schale besteht aus einer bräunlichen Pseudochitinmasse (cf. p. 92). Auch Carter erwähnt für seine *Ramulina* eine gelegentliche Braunfärbung. Man könnte direkt an eine Identität der parasitären angeblichen Ramulinen mit *Hospitella* denken, wenn nicht die in *Carpenteria* hospitierende Form eine mit Stacheln besetzte Kalkwand besäße, und die sogenannte *Ramulina parasitica* nach den Angaben Carters mit eigentümlichen feinen Röhrchen auf der meist kalkweißen Wand ausgerüstet wäre, von denen sich nichts auf den meist ganz glatten oder mit plumpen knopfartigen Pseudochitinverdickungen selten behafteten (Taf. IX Fig. 7) *Hospitella*-Wänden wahrnehmen läßt [1]). Die Wirtskammern sowohl als diejenigen der Hospitellen waren leider stets leer; so daß sich über das gegenseitige Verhältnis von Einbrecher und Heimgesuchten Nichts aussagen läßt.

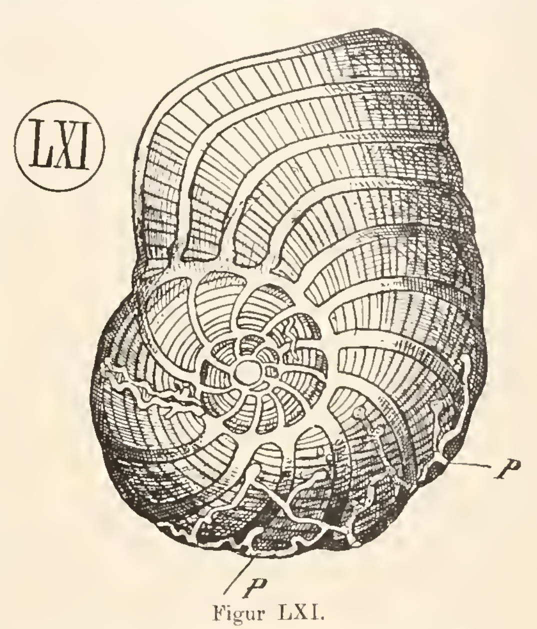
Während die Foraminiferennatur der seither geschilderten Eindringlinge wohl kaum zu bezweifeln sein wird, müssen hier noch einige in ihrer systematischen Deutung weniger sichere Gebilde genannt werden, die sich in die Wände von Kalkschalen einnisten und innerhalb der Wände selbst Lücken- und Hohlraumsysteme ausfressen, die mehrfach zu Verwechslungen mit echten Kanal- und Lückensystemen der befallenen Foraminifere selbst geführt haben.

Von solchen **minierenden Schalenwandparasiten** wird die Taf. XXXIX Fig. 27 abgebildete Form noch am wahrscheinlichsten als durch den Parasitismus abgeänderte Foraminifere angesehen werden dürfen, da sie sich in ihrer Gestaltung sehr eng an die vorher besprochenen Einmietlinge anschließt. Es handelt sich nämlich auch hier um aufgeblasene, in ihrer Gestalt aber sehr unregelmäßige, kammerartige Hohlräume, die durch längere stolonenartige Röhren miteinander in Verbindung stehen und deren Reihen sich bis zu einem gewissen Grade verzweigen können. Die Resorptionsfähigkeit gegenüber dem Kalk des befallenen Fremdgehäuses, die vorhin für die *Ramulina globulifera* (p. 227) Erwähnung fand, scheint hier zu einem vollständigen Einfressen in die Kalkmasse geführt zu haben, vermutlich der dem Calcite beigegebenen organischen Substanz wegen, die als Nahrung dienen wird (cf. p. 110). Die parasitären Hohlraumsysteme setzen sich nur mit einem haarscharfen Kontur gegen die Kalkmasse der heimgesuchten Schalenwand ab, eine doppelt konturierte, häutige Wand derselben läßt sich nicht mehr nachweisen, die Schalenwand des Parasiten ist bis zur Unkennbarkeit dünn geworden,

[1]) Demzufolge würde ich für die fraglichen Ramulinen eine nähere Verwandtschaft mit *Hospitella* zwar für möglich halten, aber doch wegen des reicheren Kalkgehaltes ihrer Wände eine direkte Einbeziehung in dieses Genus nicht für geraten erachten.

doch mag eine gelbliche Färbung, die oftmals die Minensysteme auszeichnet (Taf. XXXIX Fig. 27), noch ihr auf Rechnung zu setzen sein. Das Innere der Hohlräume enthält, soweit sie nicht ganz leer sind, eine durchscheinende Masse mit kleinen stark lichtbrechenden Körnchen. Ich bezeichne diese, eventuell eine Foraminifere darstellende, minierende Form vorläufig als *Thalamophaga ramosa*. Sie kommt vielfach in leeren Pulvinulinen und Globigerinenschalen des Bodens vor; bei pelagisch gefischten Exemplaren wurde sie nie beobachtet.

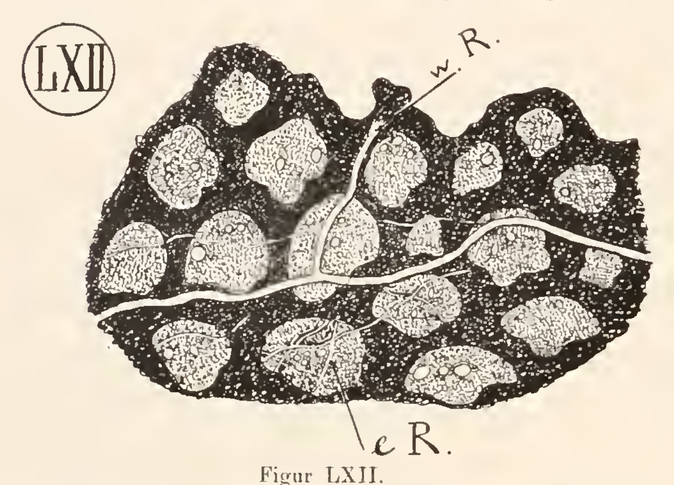
Parasitäre Miniergänge, die möglicherweise an *Thalamophaga* angeschlossen werden könnten, findet man neben andersgestalteten nicht selten bei den imperforaten Kalkschalen von *Peneroplis* und von Orbitoliten (Textfig. LXI), sie unterscheiden sich aber von der vorgenannten dadurch, daß sie sich reichlicher verzweigen und an den Verzweigungsstellen meistens keinerlei kammerartige Auftreibungen erkennen lassen, so daß hier keine eigentliche *Ramulina*-Ähnlichkeit mehr vorliegt, die bei den vorherbesprochenen Formen noch für die Foraminiferennatur der Minierer geltend gemacht werden durfte. Die Gänge schlängeln sich meistens etwas wellenartig hin und her und münden zuweilen mit runden Löchern nach außen; irgendwelche Innentapete läßt sich an diesen Röhrensystemen nicht nachweisen; ihre Weite ist kleinen Schwankungen unterworfen, kammerartige Aufbauschungen fehlen aber. Dieser problematische Minierer mag vorläufig als *Thalamophaga incerta* bezeichnet werden; ihm gehören jedenfalls auch die Löcher in der Schalenwand des Taf. XII Fig. 12 abgebildeten Medianschliffes von *Peneroplis* als Querschnitte durch die Gänge zu.



Figur LXI.
Ein *Peneroplis pertusus* mit parasitären Miniergängen (*P*, *Thalamophaga incerta* nov.). Breite der Gänge = 6—12 μ. Vergr.: 80 : 1.

Die mit reichlicher Wandsubstanz ausgestatteten Orbitoliten und ihre Verwandten scheinen ganz besonders von Wandminierern — wenn auch meistens oder ausschließlich erst nach ihrem Tode — aufgesucht zu werden. Bei ihnen flechten sich die Miniergänge oft wie ein unentwirrbarer Filz durcheinander und an manchen Stellen kann die ganze Schalensubstanz durch sie zerstört sein. Im Orbitolitesmaterial, das Herr Professor Schauinsland auf Laysan gesammelt hat, waren fadenförmig gestreckte Gänge am häufigsten, die oft auf lange Strecken hin offenbar absolut wandlos mit gleichbleibender Breite hinzogen und dabei, ebenfalls gleichbreite, Seitenäste abgaben, oft in fast rechtwinkliger Aufstellung, zuweilen auch in winkliger Verästelung. Es handelt sich hierbei offenbar um dieselben Gebilde, die Ehrenberg schon 1855 bei verschiedenen *Orbitoides*-Arten des Grünsandes vorfand, und die Carpenter, Parker und Jones (**62**) auf ihrer Tafel 22 Fig. 2 und 5 kopiert und in der Figurenerklärung daselbst als »excavation of some parasitic plant or animal« gedeutet haben. Auffallend ist, daß diese fädigen Röhren, trotzdem sie, um es noch einmal zu sagen, in ihrem ganzen Verlaufe und auch auf ihren Verzweigungen dieselbe gleiche Weite haben, miteinander verglichen, recht verschiedene Durchmesser aufweisen, neben solchen von linienhafter Feinheit trifft man andere

von 6—8 μ Durchmesser[1]). Die Länge der verzweigten Fadenröhren, die man für Pilzfäden halten möchte, wenn sie nicht vollständig membranlos wären, ist äußerst verschieden; sie können bis zu stiftartiger Kürze herabsinken, sind aber meistens recht lang (Textfig. LXII). Zuweilen nehmen sie eine sehr regelmäßige Lagerung zu den angebohrten Schalenteilen an, indem sie sich parallel oder auch radiär zu den Kammerringen richten, und ich glaube deshalb, daß auch die Bohrröhren hierher gehören, die Schlumberger (**03** p. 276) als »*Orbitophage*« bezeichnet hat und die seiner Mitteilung zufolge früher von Gümbel für echte Kanäle der *Orbitoides papyracea* (= *Orthophragmina pratti* Mich.), in welcher sie angetroffen wurden, gehalten worden sind. Diese *Orbitophaga*-Röhren sind neuerdings von Duvouillé (**06** p. 597) und Heim (**08** p. 285) wieder erwähnt worden.



Figur LXII.
Enge *(e. R.)* und weite Bohrröhren *(w. R.)* parasitärer Natur, wahrscheinlich dem »Orbitophage« Schlumbergers zugehörig, in der Schalenwand von *Orbitolites duplex* Carp. Weite Röhren = 6—7,8 μ; enge Röhren 2 μ Durchmesser; Vergr.: ca. 160 : 1.

Die Reihe der minierenden Schalenwandzerstörer ist hiermit noch nicht erledigt; man findet auch andersartige Röhrensysteme und außerdem ganz unregelmäßige Hohlräume in den Wänden eingenagt, bald mit, bald ohne Verzweigungen, ohne daß es sich lohnte, Vermutungen über ihre Entstehungsweise aufzustellen, da von den Parasiten selbst meist gar nichts mehr in den Hohlräumen enthalten ist. Alles, was minieren kann und klein genug ist, wie Bohrschwämme, minierende Bryozoen, Algen[2]), Pilze, Bakterienhaufen — bei fossilen Formen, die zu gewissen Zeiten der Erdoberfläche nahe gelegen haben können, ist auch an Pflanzenwurzeln zu denken — mag sich gelegentlich an diesen schwer zu deutenden Minierarbeiten beteiligen.

Von den eigentlichen Miniergängen lassen sich einfache **Anbohrungen** der Schale unterscheiden, d. h. solche, die sich mehr oder weniger senkrecht zur Außenwandfläche von außen in die Schalenwand hineinsenken oder diese auch ganz durchbohren, ohne sich im Innern der Wand parallel zur Wandfläche weiter auszubreiten.

Bodenexemplare von Globigerinen und Orbulinen findet man häufig von kreisrunden Löchern durchbohrt (Taf. XXXI Fig. 6 L.; auch Taf. XXIX Fig. 14); man hat sie bei Orbulinen öfters für echte Mündungen gehalten, sie sind aber von solchen dadurch zu unterscheiden,

[1]) Wollte man auch diese Gebilde mit irgendwelchen freilebenden Foraminiferen in Vergleich setzen, so könnte man an die verzweigte *Rhizammina algaeformis* Brady [namentlich an ihre häutige Variante (ohne Fremdkörperbelag)] oder an *Hyperammina arborescens* Brady denken, welche beide die gleiche Eigentümlichkeit besitzen, ihre Röhren in gleicher Breite fortwachsen und zur Verzweigung kommen zu lassen. Beide sind aber viel größer, $^1/_2$ bis mehrere mm lang. Die oben erwähnten Differenzen zwischen der Weite verschiedener Röhren könnte eventuell einem Schalendimorphismus zugeschrieben werden in ähnlicher Weise, wie ihn neuerdings M. Zuelzer (**09** p. 142) für die gestielte Heliozoe *Wagnerella borealis* Meresch. nachgewiesen hat.

[2]) cf. W. Pfeffer (**97** p. 156), und F. Cohn (**94** p. 20). — Wallich (**62** p. 146) vermutet auch Anneliden unter den Minierern.

daß sie die Schalenwand äußerst scharfrandig durchschneiden, während Mündungen auch dann, wenn es sich um akzessorische Mündungen handelt, stets irgendwie mit Schalensubstanz umwulstet (Taf. XXXVII Fig. 1 a; Taf. XXXVIII Fig. 9) oder in anderer Weise von abgerundeten Rändern umgeben erscheinen. Vielleicht rühren diese scharfrandigen runden Anbohrungen von Schnecken her. Ähnlich mögen die scharfrandigen Anbohrungen zu deuten sein, die man in manchen Grundproben besonders häufig an den Randkielen der *Pulvinulina menardii*, manchmal in merkwürdig regelmäßiger Anordnung, findet; sie haben einen durchschnittlichen Durchmesser von ca. 15 μ und sind mit den schon früher genannten Wunden, die man häufig regeneriert findet (Fig. XLVIII p. 192) schwerlich zu identifizieren, obgleich sie ganz am gleichen Ort sitzen können; denn die letzteren, die wahrscheinlich durch mißglückte Angriffe von Kopepoden verursacht sind (p. 25, 192), besitzen zackig gerissene Ränder (Taf. XXVI Fig. 20 und Textfigur XLXIII), während die wahrscheinlichen Schneckenbohrungen wie mit dem Bohrer rund durchgebohrt sind (Taf. XXVII Fig. 16).

Wanddurchbohrungen an Foraminiferenschalen des Globigerinenschlickes (2250—2910 m Tiefe) erwähnt auch Chun (**00** p. 404, 405); sie werden von einem eigentümlichen Brachiopoden verursacht, dessen Fuß stark verlängert und mit feinen, wurzelartigen Seitenästen ausgerüstet ist, welche die Durchbohrung besorgen oder sich auch nur um die Schalen herumspinnen.

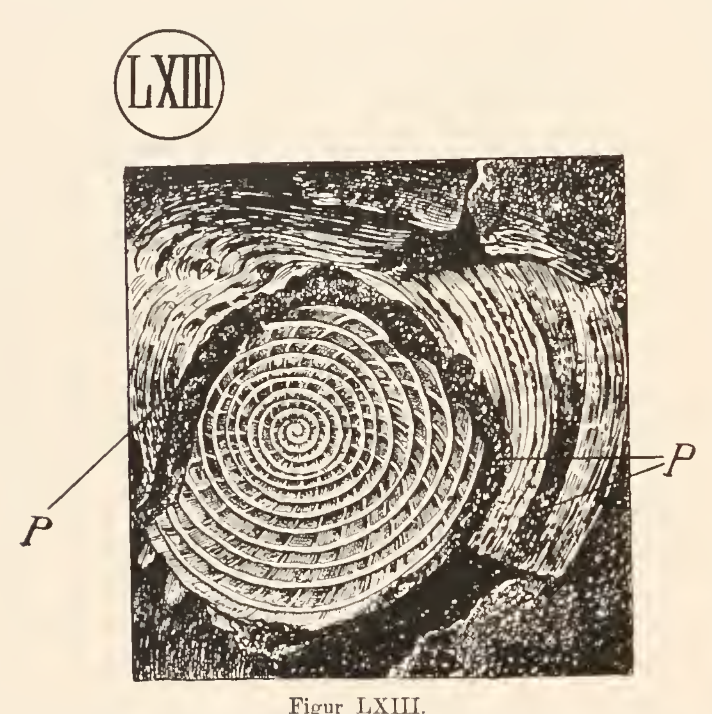
Anbohrungen, welche die Schalenwand nicht durchsetzen, sondern sich an ihrem inneren Ende beutelförmig erweitern[1]), findet man auf allen dickwandigen Schalen, besonders bei Cristellarien und bei *Globigerina pachyderma* (Taf. XXX Fig 17a, 17b) sehr häufig; sie sind gelegentlich für normale Schalenbildungen gehalten und mit entfernt ähnlich aussehenden Hohlraumbildungen in den Rippen mancher Lagen (Taf. XXII Fig. 35, 35a) homolog gesetzt worden, haben aber sicher mit letzteren nichts zu tun; denn sie kommen nur gelegentlich und lokalbeschränkt in den Schalen vor und nehmen in ihrer Lagerung gar keine Notiz von der sonstigen Schalenstruktur. Da diese Form recht typisch und leicht zu erkennen ist, mag sie einen Namen erhalten und als *Marsupophaga* an ihre beutelförmige Fraßfigur erinnern. Das Innere des Bohrsackes enthält zuweilen noch eine durchscheinende Masse mit stark lichtbrechenden Körnchen (Taf. XXX Fig. 17a) ganz wie die früher erwähnte *Thalamophaga ramosa* (Taf. XXXIX Fig. 27), oder die Bohrlöcher sind auch mit Schlick erfüllt, der sich mit Methylgrün-Eosin grell grün färben läßt; Perner (**92** p. 62; t. 4; f. 9, 10; t. 8 f. 3, b, f. 7a, der sie in fossilen Schalen fand), glaubt sie vielleicht Flagellaten zuschreiben zu dürfen; ihrem Inhalte nach scheinen sie auf alle Fälle mit der erwähnten, aber systematisch leider ebensowenig determinierbaren *Thalamophaga* zur gleichen Ordnung zu gehören; man könnte der Form wegen auch an Bohrschwämme denken, aber Nadeln wurden nie gefunden[2]).

Auf der evoluten Dorsalfläche von *Truncatulina dutemplei* fand ich auffallend große unregelmäßige Löcher, die für besonders große Poren gehalten werden können (Taf. XXVI Fig. 1d);

[1]) Der erweiterte Teil zeigt bei einigen beliebig aufgegriffenen Exemplaren (*Globigerina pachyderma*) 15—21 μ Durchmesser.

[2]) Die *Marsupophaga*-Löcher wurden schon von Alcock (**68**: cf. Perner loc. cit.) beobachtet und auch von Wallich (**62** t. 6 f. 17—19) erwähnt.

bei einem Exemplar (Taf. XXVI Fig. 1a) standen aber häutige, an ihrem blindgeschlossenen Innenende etwas stempelartig erweiterte Röhren von entsprechendem Durchmesser (7,6—20,6 μ) in einzelnen dieser Poren eingepflanzt, so daß auch die übrigen wahrscheinlich von gleichen Organismen herrührten. Die Röhren färbten sich in Methylgrün-Eosin rot, ihre freien Externränder verjüngten sich zu äußerster Dünnheit, ohne mit bestimmt abgeschnittenem Kontur zu enden, bei einzelnen war der Außenrand nach innen umgeschlagen. Der Organismus, der diese Röhren hinterlassen hat und den ich vorläufig als *Tubophaga* bezeichnen will, ist in seiner systematischen Stellung nicht weniger zweifelhaft als die meisten der vorgenannten; am ersten möchte ich noch an stehengebliebene Stielbasen von Akineten denken, jedoch bleibt merkwürdig, daß diese den Kalk an ihrer Ansatzfläche gelöst haben sollten (wegen der Unregelmäßigkeit der leeren übrigen Poren glaube ich nicht, daß hier nur bereits vorhandene Poren benutzt worden sind); auch an Flagellaten wäre zu denken (cf. die vorerwähnte *Marsupophaga*, die aber keine röhrige Umhüllung zeigt, auch wenn sie noch ihre stark lichtbrechenden Körnchen, die doch auf eine gewisse Erhaltung des Weichkörpers, also auf relative Frische des Materials, schließen lassen, im Innern enthält).



Figur LXIII.
Nummulina uroniensis var: *pilatana* Heim; natürliche mediane Bruchfläche, parasitär durchfressen (Nummophaga-Fraß) *P* = Gang des Parasiten; nach Heim **08** t. 3 f. 3a; Vergr.: 4 : 1.

Ganz zweifelhaft scheint mir die Natur der zuerst von de la Harpe erwähnten und dann von Heim (**08** p. 284) neuerdings beschriebenen **Durchbohrungen** und **Ausfressungen** von fossilen Nummuliten durch einen Parasiten, der wegen seiner Größe unter allen vorgenannten isoliert stehen muß, und auch in der Art seiner Invasion sich von ihnen unterscheidet. Er frißt ein Loch von 1—3 mm Durchmesser von außen in die Schale hinein und folgt dann vorzugsweise den Kammerräumen der Spiralumgänge; »er hält sich dabei aber nicht streng an die Spiralen, frißt nicht nur die dünnen Septen weg, sondern durchlöchert auch in beliebiger Richtung die dicken Schalen«; die Gänge scheinen sich nicht zu verzweigen. Wenn kalklösende Nematoden bekannt wären, könnte man einem solchen diese Bohrungsart wohl am ersten zutrauen. Heim vermutet in ihm eine Foraminifere. Der unbekannte Täter mag hier als *Nummophaga* katalogisiert werden.

Neben den seither besprochenen zweifelhaften Formen, die wenigstens mit einer gewissen — manchmal allerdings recht geringen — Wahrscheinlichkeit als parasitär umgewandelte Foraminiferen angesehen werden könnten, finden sich auch einige Einmieter oder Parasiten andrer Art gelegentlich in den Foraminiferenschalen.

b) Einmieter und Parasiten anderer Gruppen in Foraminiferenschalen.

In *Saccammina*-Gehäusen fand ich (**94**a p. 611, 612) einige Male Würmer, die Herr Professor W. Michaelsen die Güte hatte, zu bestimmen. Die Gephyreengruppe der Sipunculiden war durch jugendliche Phascolionarten (wahrscheinlich *Phascolion strombi* Mont.) vertreten, die sonst Schneckengehäuse aufsuchen. Zweimal kamen Nematoden aus der Gattung *Desmoscolex* vor. Das eine der Tiere gehörte zu *Desmoscolex minutus* Clap.; das andere war jedenfalls *Desmoscolex adelphius* Greeff. Außerdem fanden sich öfters *Anguillula* ähnliche Nematoden, von deren Bestimmung abgesehen werden mußte. Letztere kamen sowohl in ausgestorbenen Gehäusen vor als auch in solchen, welche noch einen augenscheinlich lebenskräftigen Sarkodeleib enthielten. Im letzteren Falle hielten sie sich meist neben dem Sarkodekörper auf, zweimal fand ich sie jedoch auch innerhalb desselben. Ähnliche Nematoden traf ich gelegentlich auch in *Truncatulina lobatula* (W. et J.) und in *Rotalia becarii* (L.), doch bei beiden nur in abgestorbenen Exemplaren.

Ferner wurden unbestimmbare Eier von verschiedenen Metazoen gelegentlich in den *Saccammina*-Gehäusen angetroffen; auch Gehäuse von *Reophax fusiformis* waren gar nicht selten ganz von solchen erfüllt.

Einen wahrscheinlich der Gattung *Enteromyxa* zugehörigen Myxomyceten aus *Saccammina* beschrieb Zopf (**94** p. 218, 219). Parasitische Fäden (vielleicht Pilze) fand Merkel (**00** p. 30 t. 16 f. 5, b, f. 12) in der Wandsubstanz von *Polytrema*.

Sehr feine Schalendurchbohrungen des *Peneroplis*, die an ihrem Innenende von dem Schalenträger mit Pseudochitintropfen verschlossen worden waren, glaubt Winter (**07** p. 36 f. H—K) vermutungsweise auf die Tätigkeit winziger Bakterien zurückführen zu dürfen.

Von Commensalen und Fremdorganismen im Weichkörper selbst wird erst später (p. 246—251) die Rede sein.

Der Weichkörper[1]).

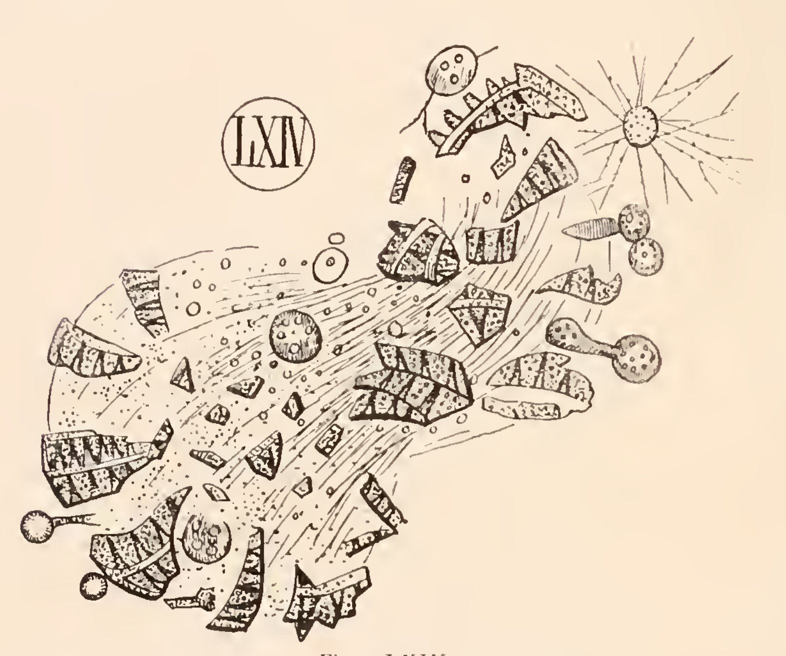
Die **Gestalt** des protoplasmatischen Weichkörpers der Foraminiferen ist als Ausguß der Schalenhohlräume von der Schalenkonfiguration abhängig, mag dabei die Sarkode die einzelnen Schalenteile auch nicht immer allwärts, sondern stellenweise — namentlich in den Endkammern — auch nur zum Teil ausfüllen. Diese Ausgußform ist mit anderen Worten der Sarkode nicht an sich inhärent, denn Sarkodeteile, die man durch Zertrümmern der Schale aus dem Kontakt mit derselben herausgebracht hat (Fig. LXIV), zeigen, auch wenn sie durch Ausstrecken von Pseudopodien oder durch Strömungen im Inneren ihre Lebensfähigkeit bekunden, nie mehr die Gestalt der Kammer, aus der sie stammen, sondern kugeln sich ab, wie auch sonstige überlebende Plasmamassen, die man aus ihrer normalen Lagerung aus andersartigen Zellen herausgebracht hat, sich unter Wirkung ihrer Oberflächenspannung mehr oder weniger abkugeln[2]). Die Gestalt von Kammern und Schalen wird eben, von der Embryonalkammer abgesehen, nicht

[1]) Vgl. hierzu: M. Schultze **54**; Bütschli **92**, p. 64ff.; Schaudinn **95**, p. 204ff. und Winter **07**, p. 43ff.

[2]) Selbst wenn sie in diesem Kugelzustand eine Schalenhaut zur Abscheidung bringen, so fällt diese doch nur kugelig, cystenartig aus (Winter **07**, p. 46), zeigt aber nichts mehr von der ursprünglichen Kammerform.

von dem Weichkörper allein bestimmt, sondern sie ist nach der früher entwickelten Mechanik das gemeinsame mechanische Produkt des bauenden Weichkörperteiles einerseits und der Einwirkung der bereits bestehenden Schalenteile auf den bauenden Weichkörperteil andrerseits: ohne typischen Weichkörper zwar keine typisch formierte Schale, aber auch ohne typisch formierte Schale kein typisch geformter Weichkörper.

Eine Unterscheidung von einem histologisch abgesetzten Ektoplasma und einem anders beschaffenen inneren Entoplasma ist bei unserer Rhizopodengruppe nicht möglich; auch eine Regionenbildung in der Richtung der Hauptachse ist meistens nicht scharf, aber mit übergänglichen Grenzstrecken doch öfter bis zu einem gewissen Grade festzustellen; so speichern bei pigmenthaltigen Weichkörpern die inneren älteren Kammern in der Regel mehr Pigment auf als die äußeren (M. Schultze **54**, p. 19) oder: der Chromatin führende hintere Abschnitt des Plasmas hebt sich beim mikrosphärischen Weichkörper von *Peneroplis* besonders zu Zeiten energischen Wachstums nach Winters Beobachtung (Winter **07**, p. 94) so scharf ab, daß man ihn als »reproduktiven« Abschnitt vom übrigen Plasma unterscheiden kann (vgl. auch ibidem, p. 45); oder man macht die Beobachtung, daß nach dem Zerdrücken eines polythalamen Individuums nicht alles freigelegte Plasma in gleicher Weise Pseudopodien auszuspinnen vermag, sondern nur das Plasma der Endkammern oder dasjenige Plasma, das unter der Wand anderer Kammern gelegen hat (M. Schultze **54**, p. 21 t. 5 f. 11); oder es zeigt das Plasma, das an der Gehäusemündung zur Pseudopodienbildung Verwendung findet, bei monothalamen Formen ein anderes Tinktionsvermögen als die übrigen Plasmateile, wie Rhumbler (**94a**, p. 489, 490) für *Saccammina* zeigen konnte, bei der sich das Mündungsplasma in Methylgrün-Eosin fahlgrau bis graubraun färbt, während das übrige Plasma grellrot wird; u. dergl. m.



Figur LXIV.
Polystomella crispa, zerdrückt; die Sarkodeteilchen haben die Kammerform aufgegeben und entwickeln nur zum Teil Pseudopodien; Vergr.: ca. 60 : 1.

Von derartigen Fällen abgesehen ist die Ausbildung bestimmtgestellter, feststehender Regionen wohl schon durch die **Strömungserscheinungen** erschwert, die bereits bei ganz verschiedenartigen Formen innerhalb der Körpersarkode nachgewiesen sind (Penard **02**, p. 556—570 für Allogromien; Siddal **80**, p. 131 für *Shepheardella*; Schaudinn **95**, p. 213 für *Calcituba*; Winter **07**, p. 43, 44 für *Cornuspira, Spirillina* und *Peneroplis*) und zum mindesten als temporäre Erscheinung auch den anderen Foraminiferen nicht ganz fehlen werden, wie sich aus der Lagerung stromartig angeordneter Plasmazüge und dem Rotieren, aus der zertrümmerten

Schale herausgedrückter, Plasmateile, aus Verschiebung von Kernmaterial durch verschiedene Kammern hindurch und ähnlichen Erscheinungen schließen läßt.

Der lebende Weichkörper zeigt, von eingelagerten Pigmenten und Fremdkörpern abgesehen, im allgemeinen das farblose, schleimige oder gelatinöse Aussehen anderer Plasmaarten; ausgedrückte oder sonst stark gereizte dem Auge zugängliche Plasmateile[1]) nehmen jedoch zuweilen, aber nicht immer, ein äußerst deutliches, sehr feinwandiges, seifenschaumartiges Gefüge an, dessen Schaumkammern aber um vieles größer sind als die protoplasmatischen Elementarwaben, die man nach meinen Erfahrungen am lebenden Material nicht zu sehen bekommt, offenbar weil die Lichtbrechungsunterschiede zwischen Wand und Inhalt der Schaumzellen zu gering sind. Bei der Reizung dagegen scheinen unter geeigneten, aber nicht näher formulierbaren, Umständen die Schaumkammern sich durch Wasseraufnahme monströs zu vergrößern und dabei das Lichtbrechungsvermögen beider Substanzen so zu verschieben, daß deutliche Sichtbarkeit der Wände erreicht wird.

Bei *Lieberkühnia paludosa* (Cienk.) erhält man derartige großschaumige Strukturen beim Ausdrücken des Weichkörpers aus der Schale[2]) nach meinen Erfahrungen sehr leicht, bei marinen Formen — wohl wegen des höheren osmotischen Druckes im Seewasser — viel schwerer; beim allmählichen Zurückfließen der ausgepreßten Sarkode nach der Schale hin werden die Schaumzellen wieder kleiner und verschwinden schließlich wieder.

Nach der Konservierung zeigt der Weichkörper im allgemeinen einen klar erkennbaren **Wabenbau** (Taf. XXXIII Fig. 1), der nur lokal — oder gelegentlich auch, wohl durch unzureichende Konservierung, in größerer Ausdehnung — in ein körnchenführendes Gerüstwerk umgewandelt bzw. zusammengeronnen erscheint. Die Waben sind bei polythalamen Formen in der Regel an den Stellen, wo die Sarkode durch die jeweilige Kammermündung in eine neue Kammer übertritt[3]), entweder wie ein ausgebreiteter Fächer angeordnet (Taf. XXXIII Fig. 1 und 16, *F*) oder sie komponieren einen Kolben von mehreren konzentrischen Schichten (Taf. XXXIII Fig. 16 *Ko*, Fig. 4 *K*), Verhältnisse, die sich auf Grund des Wabenmechanismus ohne weiteres daraus erklären, daß zur Zeit der Konservierung bei der fächerförmigen Anordnung die Sarkode nach dem Angelpunkt des Fächers hin in zuströmender Bewegung war, daß sie sich bei der Kolbenbildung aber in einer von dem Kolbenhals nach dem Kolbenknopf hin gerichteten Strömungsbewegung befand, und die darum nicht als histologische Differenzierungen besonderer Art aufgefaßt werden dürfen, sondern passante Konstellationen des Wabengefüges darstellen[4]).

Meistens ist der Weichkörper mit **Einlagerungen** sehr verschiedener und nur in wenigen Fällen genauer bekannter Art erfüllt, unter denen gelbe bis orangerote **Pigmente** (Taf. XXXIX, Fig. 15) eine weite Verbreitung besitzen, die jedoch von der Nahrungsart abhängig erscheinen und deshalb als Artmerkmale nicht verwendbar sind; schon M. Schultze (**54**, p. 20) konnte

[1]) Cf. Winter **07**, p. 48.

[2]) Zerquetschungsversuche sind von M. Schultze (**54**, p. 21), Verworn (**92**), Bütschli (**92**, p. 65), Schaudinn (**95**, p. 211) und Winter (**07**, p. 46, 47) ausgeführt worden, ohne daß auf Einzelheiten hier weiter eingegangen werden kann.

[3]) Cf. O. Bütschli **86**, p. 88 und **92**, p. 32, 66; Rhumbler **94**a, p. 491, 492; und **01**, p. 3; auch Schaudinn **99**, p. 68, t. 4 f. 3.

[4]) Wie man sie beispielsweise auch erhält, wenn man eine Emulsion von »Öl in Gummi arabicum« aus einer Kapillarröhre ausfließen läßt (Kolbenbildung) oder sie in eine solche hineinsaugt (Fächerbildung).

den Farbstoff gewisser Formen mit demjenigen von Diatomeen und anderen Algen identifizieren; hungernde Foraminiferen wurden bleich, nach Überführung aber in bazillarienreiches Wasser wieder braun (loc. cit. p. 24). Diese der Nahrung entlehnten oder aus ihrer Umwandlung entstandenen (Schaudinn **95**, p. 207) Farbstoffe können in Vakuolenform als »Farbstoffbläschen« oder in Form feinster »Körnchen«[1]) auftreten (Taf. XXXIII, Fig. 1 und 26); zuweilen spielen sie, namentlich wenn sie sehr klein sind, von Gelb in das Grünliche hinüber, und sind in der Körnchenform dem äußeren Ansehen nach kaum von den gleich zu behandelnden Xanthosomen und Exkretkörnern zu unterscheiden. Sie dürften sich aber im Gegensatz zu diesen doppeltbrechenden Gebilden im polarisierten Licht als einfach brechend erweisen, da für sie nirgends Doppelbrechung angegeben wird, und Winter (**07**, p. 54) den sogenannten Exkretkörnchen ähnlich sehende Gebilde für *Peneroplis* erwähnt, die nicht doppeltbrechend waren, die also weder Xanthosomen noch Exkretkörnchen gewesen sein können, sondern die eben wahrscheinlich als von der Nahrung herstammende Pigmente zu deuten sind.

Die durch ihre Doppelbrechung[2]) im Polarisationsapparat grell hervortretenden Xanthosomen und Exkretkörnchen sind mehrfach in der Literatur nicht mit der wünschenswerten Schärfe auseinandergehalten worden, was um so mehr zu bedauern ist, als sie ihrer Färbung wegen sich obendrein noch auch von den vorerwähnten Pigmentkörnchen kaum scharf ohne Hilfe des Polarisationsapparates unterscheiden lassen. Wie die Pigmentkörnchen können diese als Körnchen und Aggregaten von solchen auftretenden Bildungen in verschiedenen Nuancen von Blaugrün, Gelbgrünlich, Gelb, Rotgelb, Rotbraun und Braun gefärbt erscheinen. Eine sichere Unterscheidung ergibt sich erst bei der Anwendung chemischer Reagentien.

Die **Xanthosomen** sind unlöslich in Kalilauge, und außerdem auch in kalten Mineralsäuren widerstandsfähiger[3]) als die Exkretkörnchen; sie treten nach meiner Erfahrung nie in kantigkristallinischen Bildungen auf, sondern stets mit gerundeten Oberflächen; sie sind offenbar als kolloidale Substanzen aufzufassen, die ursprünglich flüssig waren und dann erstarrt, während der Erstarrung aber vielfach miteinander verklebt und zu mannigfachen Kugelaggregaten zusammengeschmolzen sind[4]). Ihr Durchmesser schwankt bei *Saccammina* zwischen 0,9 und 5 μ; über ihre chemische Natur und ihre physiologische Bedeutung ist Sicheres nicht bekannt.

Im Gegensatz hierzu lösen sich die **Exkretkörnchen** in Kalilauge und konzentrierten Mineralsäuren sofort[5]) und zeigen durch ihre meistens polyedrische, vielfach scharfwinklige Silhouette (Textfig. LXVI), daß sie von kristallinischem Aufbau sind (Winter **07**, p. 53).

[1]) Cf. Stuart **66**, p. 330, Bütschli **80**, p. 102; Schaudinn **95**, p. 206, 207.

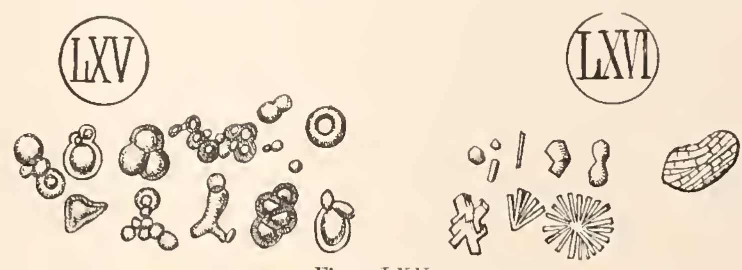
[2]) Sie leuchten im polarisierten Licht bei gekrenzten Nicols hell auf.

[3]) F. E. Schulze (**05**, p. 13) stellte für die Xanthosome der Xenophyophoren fest, daß sie in Wasser, Spiritus, Äther und Schwefelkohlenstoff unlöslich sind; daß sie in Salzsäure entfärbt werden. »Ebenso verlieren sie in Schwefelsäure und in Salpetersäure bald ihre Farbe und werden kalt langsam (beim Kochen schnell) zerstört. In Essigsäure lösen sie sich nicht, ebensowenig in Kalilauge, wobei auch die Farbe unverändert bleibt.«

[4]) Cf. Rhumbler **93**, p. 333, 334, t. 18 f. 6.

[5]) »Ihr Verhalten läßt sich kurz dahin zusammenfassen, daß die Körner leicht löslich sind in Mineralsäuren und Alkalien, schwer löslich in konzentrierter Essigsäure und verdünntem Ammoniak, leichter in verdünnter Essigsäure und Ammoniak, unlöslich in Wasser, Alkohol, Äther, Schwefelkohlenstoff« (Schaudinn **99**, p. 50).

Im übrigen scheint die chemische Natur der Exkretkörnchen keineswegs immer die gleiche zu sein, sondern ebenso wie ihre Menge — wahrscheinlich mit der Nahrungsart — zu wechseln. Bei dem, den Foraminiferen nahestehenden, Rhizopoden *Trichosphaerium* konnte Schaudinn in dem überwiegenden Teil der Exkretkörnchen[1]) Calcium und Phosphorsäure nachweisen, und gelangte somit zu einer Übereinstimmung mit Schewiakoff (**93**, p. 51), der in den Exkretkörnchen der Infusorien phosphorsauren Kalk, dem außerdem vielleicht noch eine organische Substanz (loc. cit. p. 52) zugesellt ist, konstatiert hatte. Daneben fand aber Schaudinn in den Trichosphaerien auch Harnsäure, die er durch die sogenannte Murexidreaktion zweifellos nachweisen konnte, wodurch eine früher von mir (1888) gemachte, aber von anderen Autoren mehrfach angezweifelte Angabe des Vorkommens von Harnsäure bei Protozoen (*Stylonychia*) eine neue Stütze fand. »Die Harnsäurekristalle aber unter den Exkretkörnern heraus zu erkennen, dürfte sehr schwierig sein. Hiernach halte ich es nicht für ausgeschlossen, daß auch bei anderen Protozoen, die unter dem Namen »Exkretkörner« zusammengefaßten Gebilde verschiedene chemische Zusammensetzung haben, und wird man sich vor Verallgemeinerungen hüten müssen« (Schaudinn **99**, p. 51). Bei Diatomeennahrung verschwanden im Weichkörper der Patellinen die Exkretkörner, die bei Copepoden und Infusoriennahrung (überhaupt bei tierischer Nahrung) reichlich vorhanden waren, und es trat das bekannte braune, körnige Pigment (Diatomin?) an ihre Stelle (Schaudinn **95**a, p. 182 und **99**, p. 52).



Figur LXV.
Xanthosomen aus den Fäkalballen von *Saccammina sphaerica* (nach Rhumbler **93**, t. 18 f. 6); Vergr.: 1000 : 1.

Figur LXVI.
Exkretkörnchen von *Trichosphaerium* (nach Schaudinn **99**, t. 4 f. 15, 16); Vergr.: 2000 : 1.

Die kleinsten Exkretkörner sind z. T. in Vakuolen eingeschlossen; größere liegen frei im Plasma (Winter **07**, p. 54).

Neben den genannten farbigen Einlagerungen werden gelegentlich auch **ungefärbte Einlagerungen** in dem Foraminiferenplasma erwähnt, die bei ihrer Kleinheit und ihrem starken Lichtbrechungsvermögen ebenfalls nicht immer leicht von kleinen, blasser gefärbten Xanthosomen oder Exkretkörnchen zu unterscheiden sind; ein Teil von ihnen mag mit Recht als Fett betrachtet werden (Bütschli **80**, p. 103; Schaudinn **93**, p. 23); die Natur der meisten derartiger und ähnlicher Einlagerungen steht noch gänzlich im Unklaren, so daß von einer kategoriellen Behandlung derselben Abstand genommen werden muß[2]).

Flüssige vakuoläre Einlagerungen, die sich durch ihre Größe und ihre (gegeneinander nicht abgeplattete) meist kugelrunde Gestalt von dem Inhalte der Elementarwaben unterscheiden, sind bei zahlreichen — jedoch nicht bei allen, z. B. nicht bei *Myxotheca* (Schaudinn **93**,

[1]) Literatur zu Exkretkörnchen: Bütschli **78**, p. 251 und **80**, p. 103, 104; Schewiakoff **93**, p. 50; Schaudinn **99**, p. 48; Awerinzew **03**, p. 358; Winter **07**, p. 52; Doflein **09**, p. 95; v. Prowazek **10**, p. 40.

[2]) Cf. Rhumbler **94**, p. 505, 510, 511; Schaudinn **95**, p. 208 und **99**, p. 53; Winter **07**, p. 54.

p. 24) — Formen nachgewiesen worden; sie sind aber in ihrem Verhalten zu Vitalfärbungen, Osmium und anderen Reagentien von so auseinandergehenden Eigentümlichkeiten, daß sie sich einer allgemeinen Betrachtung entziehen und kaum einer gemeinsamen Bedeutung unterworfen zu sein scheinen. Ihre chemische Natur ist ganz unbekannt; ihre Größe, Gestalt und Anzahl großem Wechsel unterworfen; einige von ihnen sind als **Nahrungsvakuolen** um Fremdkörper leichter zu deuten (Schaudinn **93**, p. 24; **95**, p. 208, 209). Bei *Myxotheca* liegt der Kern in einer scharf abgegrenzten, mit farbloser Flüssigkeit erfüllten Vakuole (Schaudinn **93**, p. 24).

Pulsierende Vakuolen fehlen dem Gros der Foraminiferen — wohl wegen des höheren osmotischen Drucks im Meerwasser[1]) — und sind selbst bei den wenigen, vorwiegend im Brack und Süßwasser vertretenen Formen (*Biomyxa vagans* Leidy, *Arachnula* Cienk., *Protomyxa aurantiaca* H., *Lieberkühnia* Cl. et Lachm.) nicht an bestimmter Stelle in bestimmter Zahl aufgestellt, sondern als im ganzen kleinbleibende, unregelmäßig sich entleerende Tröpfchen im Weichkörper — zuweilen auch auf den Pseudopodien — regellos verteilt.

Gasvakuolen sind seither in dem Plasma der Foraminiferen nicht nachgewiesen worden[2]).

Außer den seither genannten, in ihrer Bedeutung zumeist noch rätselhaften Bildungen finden sich fast immer auch andere Partikelchen, die sich ihrem Aussehen nach mehr oder weniger direkt als von außen aufgenommene **Nahrungskörper** erkennen lassen.

Es ist dabei nicht uninteressant, daß verschiedene Genera unter Umständen[3]), auch wenn sie an ein und demselben Orte zusammenwohnen, **verschiedene Nahrung** bevorzugen; so enthält der Weichkörper der Pulvinulinen in der Regel Diatomeenpanzer und kleinere kieselige Radiolarienskelette unter Umständen in großer Zahl (leichter sichtbar zu machen, wenn man die Weichkörper mit Kalilauge auskocht), während die gleichen Gebilde in den Weichkörpern der, mit ihnen zusammenlebenden, Globigerinen ganz fehlen.

Im Weichkörper der Globigerinen, Orbulinen und Hastigerinen finden sich dagegen, manchmal in stärkster Zusammenhäufung, mehr oder weniger lang gestreckte quergestreifte Fasern, die, wie ein Vergleich mit geschnittenen Copepoden lehrt, ganz ohne Zweifel auf Copepodenmuskeln zurückzuführen sind, die innerhalb des Foraminiferenkörpers ihrem, in verschiedenen Zwischenstufen erkennbaren, Zerfall entgegengehen (Taf. XXXIII Fig. 2, 15 Cop. M; Taf. XXXVII Fig. 3, 4, 6, 8 Cop. M; Fig. 16—18). Dabei fällt auf, daß sich neben diesen Muskelfasern niemals die Panzer der betreffenden Copepoden oder Copepodenlarven innerhalb

[1]) Cf. Rhumbler **03**a, p. 207 Fußnote; Zuelzer **07**, p. 90; v. Prowazek **10**, p. 71, 72.

[2]) Da sie aber bei anderen Rhizopoden meiner Erfahrung nach eine weit größere Verbreitung besitzen als man in der Regel annimmt, so bleibt ihr Vorkommen immerhin möglich. Schaudinn (**99**, p. 41) fand Gasblasen bei *Trichosphaerium*. Ich selbst konnte eine Gasblase im Weichkörper einer *Gromia (Hyalopus) dujardinii* beobachten, deren Durchmesser von Tag zu Tag zunahm, bis sie nach einer Woche die Schalenwand durchbrach und an die Wasseroberfläche hochstieg. Das Loch, das sie in der Schalenwand erzeugt hatte, schloß sich allmählich wieder und das Tier lebte noch lange Zeit, ohne besondere Erscheinungen zu zeigen, weiter. In einem verhältnismäßig kleinen Glasgefäß konnte ich über einen Monat lang tagtäglich hunderte von großen *Difflugia lobostoma* mit Gasblasen hochsteigen sehen, ohne daß das Wasser faulig war.

[3]) Nicht alle Foraminiferen sind jedoch in gleicher Weise bei ihrer Nahrungsaufnahme wählerisch, *Peneroplis* z. B. gar nicht (Winter **07**, p. 12).

des Weichkörpers nachweisen lassen. Es findet offenbar eine extrathalame Eröffnung der Copepodenpanzer, eine erste Andauung der eingefangenen lebenden[1]) oder der aufgefangenen sinkenden abgestorbenen Copepoden statt, nach welcher dann nur die weiter nutzbaren Nahrungsbestandteile in das Weichkörperinnere eingeführt werden. Schaudinn (**93**, p. 25) hat eine derartige Behandlungsweise von Nauplien und selbst ausgewachsenen Exemplaren der Copepodengattung *Temora* von seiten der *Myxotheca* intra vitam verfolgt; auch Winter (**07**, p. 10, 11) beobachtete den gleichen Prozeß beim *Peneroplis*. Diese Foraminifere brachte Krebschen, die größer waren als sie selbst, in $^4/_5$—$1^1/_2$ Minuten zum Absterben, und räumte sie in noch nicht zwei Stunden (extrathalam) derartig radikal aus, daß nur der glashelle Chitinpanzer vor der Schale liegen blieb; bis in die äußersten Spitzen der Antennen, Borsten und Extremitäten wurde der ganze Weichkörper der Beute von den Pseudopodien des Räubers aufgelöst und in dessen intrathalames Plasma fortgeführt. Stuart (**66**, p. 332) berichtet von seiner *Coscinosphaera*, die nichts anders als *Orbulina universa* ist, daß die Klebrigkeit des Protoplasmas bei dieser Form eine so große ist, »daß selbst verhältnismäßig sehr kräftige Tiere, wie z. B. die größeren Copepodenarten, die einmal sich gefangen haben, mit Leichtigkeit oft von nur einem Pseudopodium fortgeführt werden«.

Die Globigerinen nähren sich demnach vorwiegend von Copepoden, die Pulvinulinen dagegen von Diatomeen und kleineren Radiolarien; was etwa sonst noch an vegetabilischer oder animalischer Nahrung von ihnen aufgenommen werden mag, ließ sich aus den im Weichkörper eingelagerten Nahrungsresten nicht erkennen.

Bei fast allen benthonischen Foraminiferen finden sich besonders geartete Einlagerungen, die bei pelagisch gefischten Foraminiferen niemals angetroffen werden, und der Hauptsache nach dem Detritus des umgebenden Meeresbodens zu entstammen scheinen, so daß dieser wahrscheinlicherweise von den betreffenden Schlickbewohnern nebenher oder vorzugsweise als Nahrungsquelle benutzt wird; es sind die von mir als »Schlickkugeln« (Rhumbler **94**a, p. 494) beschriebenen und dann von Schaudinn (**99**, p. 43) als **Sterkome** bezeichneten kugligen bis ellipsoiden Gebilde, welche aus einer mehr oder weniger bräunlichen bis braunen, etwas durchscheinenden, Masse bestehen und meistens kleine Quarzsplitter, Stücke von Diatomeenpanzern und andere Beimengungen des gewöhnlichen Schlickes[2]) bei stärkerer Vergrößerung aus ihrem Inneren hervorschimmern lassen. Sie haben einen Durchmesser von etwa 5—50 μ (bei *Peneroplis* nach Winter ausnahmsweise bis 350 μ) und zeichnen sich durch ihre absolute Resistenz gegen Säuren und Alkalien aus; nach dem Glühen werden sie rot (Oberlichtbetrachtung!), ebenso wie die bereits oben (S. 170, 171) erwähnten andersartigen Schlickausgüsse (Taf. XXVIII Fig. 5a, 5b). Bei Schnittfärbungen mit Methylgrün-Eosin färben sich diese Sterkome grasgrün,

[1]) Da auch Globigerinen aus den höheren Wasserschichten mit Copepodenmuskeln dicht erfüllt sein können, glaube ich nicht, daß die Globigerinen nur mit den abgestorbenen Copepodenleichen fertig zu werden vermögen. In der Nähe der Wasseroberfläche können unmöglich so viel Copepodenleichen vorhanden sein, als die stattliche Zusammenhäufung ihrer Muskeln im Foraminiferenkörper verlangen würde.

[2]) Zuweilen auch Kohlenstaubstückchen, namentlich an Hafenplätzen, wo Dampfer verkehren (Schaudinn **99**, p. 46).

genau wie schlickige Grundproben und treten dann ungemein scharf aus dem grellrot gefärbten Weichkörperteile hervor. Ihr Vorkommen scheint bei den Foraminiferen an das Wohnen im Schlick gebunden; so findet man sie beispielsweise häufig in solchen Exemplaren von *Truncatulina lobatula* W. et J., welche vom Grunde herstammen, während ich sie fast niemals in solchen antraf, die von Bryozoen und Hydrozoenstöcken abgesucht worden waren (Rhumbler **92**, p. 3). In entsprechender Weise hat Schaudinn (**99**, p. 47) die Erfahrung gemacht, daß bei dem, den Foraminiferen nahestehenden, *Trichosphaerium* sich die Sterkome im Laufe einiger Zeit ganz verlieren, wenn man diesen Rhizopoden aus dem Schlick herausnimmt und ihm schlickfreie Nahrung (Siphoneen, Diatomeen) bietet; Tusche und Indigo (auch Karmin und Kohle), die dem Schlickboden zugemengt worden waren, ließen sich nach einer Woche auch in den Sterkomen nachweisen[1]). Es kann diesen und allen sonst gemachten Beobachtungen gegenüber keinem Zweifel unterliegen, daß die Sterkome der Foraminiferen der Hauptsache nach aus von außen aufgenommenem Schlick bestehen. Daraufhin deutet schon ihre ungemein weite Verbreitung bei schlickbewohnenden[2]) Saccamminiden und Rhabdamminiden, sowie das übereinstimmende Aussehen von künstlich abgerollten Schlickmassen mit Sterkomen (Rhumbler **94**a). Trotzdem aber ist es nicht unwahrscheinlich, daß der Weichkörper selbst noch ein nicht weniger resistenzfähiges, kolloidales, glasiges Eigenprodukt den aufgenommenen Schlickmassen hinzufügt, denn einerseits hat Winter (**07**, p. 13) bei *Peneroplis*, der seine Sterkome vor der Schale bildet, beobachten können, daß die umgebende klebrige Plasmasubstanz die schlickigen Bestandteile und sonstigen Detritusmassen der Sterkome untereinander immer fester und fester verkittet[3]) durch eine Masse, die vielleicht dem Schalenhäutchen bzw. der Kittsubstanz der Schale ähnlich sein könnte (loc. cit. p. 55); und andrerseits sind ganz ähnlich aussehende Gebilde von gleicher erstaunlicher Resistenzkraft auch bei den Radiolarien in Gestalt der sogenannten Phaeodellen innerhalb des Phaeodiums der Tripyleen vorhanden (cf. Borgert **00**, p. 263—269). Im letzteren Falle scheint die sonst vom Plasma gelieferte Zutat die Hauptrolle übernommen zu haben; gelegentliche Nahrungsreste, die sich in den Phaeodellen eingebacken finden, mögen die bei schlickbewohnenden Rhizopoden auffallenden, aber den Radiolarien nicht zugängigen Schlickbestandteile vertreten[4]).

---

[1]) Von mir im Seewasseraquarium des zoologischen Instituts zu Göttingen gehaltene Individuen der filosen *Gromia dujardinii* M. Sch. zeigten ihre Sterkome von einer Unmenge roter Kautschukkrümmel durchsetzt, welche das Seewasser aus den zuführenden Gummischläuchen der Seewasserleitung losgespült und dem Bodensatze, auf welchem die Tiere lebten, zugemengt hatte. Derartige Tiere ließen sich infolge der Weichheit des Kautschuks ganz besonders gut schneiden.

[2]) Auch Schaudinn (**99**, p. 45) fand sie »bei fast allen schlammbewohnenden Rhizopoden in übereinstimmender Weise«; F. E. Schulze (**05**, p. 11—13) wies sie bei seinen Xenophyophoren nach.

[3]) Cf. auch Schaudinn **99**, p. 44.

[4]) Häcker (**07**, p. 153) machte wahrscheinlich, daß die aufgenommenen Nahrungsteile von anfänglich schleimartigen Sekrettropfen umschlossen werden, welche dann zu gallertigen Phaeodellen erstarren.

Zarnick (**07**, p. 3) fand in seiner filosen *Gromia solenopus* braungelbliche Sterkome, die er als Phaeochondren bezeichnet, und die der Hauptsache nach aus Kieselsäure bestehen, der noch ein organisches, in gewissen Teerfarbstoffen äußerst intensiv färbbares, Substrat zugemengt ist. Wie die chemische Untersuchung auf Kieselsäure ausgeführt wurde, ob im speziellen Flußsäure zur Anwendung kam, wird aber leider nicht mitgeteilt.

Über die chemische Natur der von dem Weichkörper den Sterkomen zugegebenen resistenzfähigen Substanz, ist Sicheres bis jetzt nicht bekannt. M. Schultze (**54**, p. 21) sah die Sterkome der filosen *Gromia dujardinii* nach Zusatz von Jod und Schwefelsäure schwärzlich violett werden, so daß Beziehungen zu Cellulose angenommen werden könnten, wenn nicht ihre Unlöslichkeit in konzentrierter Schwefelsäure gegen eine solche Zuordnung spräche; Winter vermutet, wie schon gesagt, Verwandtschaft mit der Schalensubstanz (vgl. auch Häcker **08**, p. 624 für Radiolarien).

Kaum weniger fraglich ist die physiologische bzw. biologische Bedeutung der Sterkome. Die Ansicht Carters, daß es sich um Fortpflanzungskörper handele, ist heutzutage nicht mehr diskutierbar (cf. Rhumbler **92**, p. 2). Weniger zurückzuweisen ist die von Gruber (**84**, p. 493, 494) lediglich wegen der engen Beziehungen von den Sterkomen zu den Nahrungskörper zuerst ausgesprochene Vermutung, daß die Sterkome die Verdauung besorgten (auch Schaudinn **94**, p. 19; nec! **99**, p. 47; ferner für die Phaeodellen der Radiolarien Häcker **08**); auch der sogenannte Kristallstiel im Magenblindsack der Lamellibranchiaten ist nämlich in analoger Weise von v. Fürth (**03**, p. 183) als eine Absonderung aufgefaßt worden, »die naturgemäß[1]) vermöge ihrer kolloiden Beschaffenheit aus den Verdauungssäften stammende Fermente einschließen muß«; aber schwerlich besitzt dieser aus einer eiweißartigen Substanz bestehende Kristallstiel die gleiche Resistenzkraft gegen Alkalien und konzentrierte Säuren wie die Phaeodellen[2]) der Radiolarien und die Sterkome der schlickbewohnenden Rhizopoden, mit welchen letzteren wir es hier zu tun haben. Schaudinn (**99**, p. 47) schließt sich der Auffassung Grubers (**84**, p. 493, 494) über die Aufspeicherung von unverdaubaren Fremdkörpern im Plasmaleib vieler Amoeben als »Verfestigungsmittel des weichen Plasmas« auch für die Sterkome an und macht außerdem auf Meißners Vorstellung (**88**, p. 503) aufmerksam, »daß durch Anhäufung großer und fester Partikel in der Mitte des Plasmas die Oberfläche des Rhizopodenkörpers, die dem Gasaustausche und der Ernährung durch Endosmose hauptsächlich dient, vergrößert wird.« Endlich fügt Schaudinn noch hinzu, »daß es für schlammbewohnende Tiere vorteilhaft ist, wenn ihr Körper durch Aufnahme von Fremdkörpern schwerer wird[3]). Sie werden bei Strömungen nicht so leicht mit fortgerissen und sinken, wenn es geschieht, schneller wieder in ihr Nahrungsgebiet zurück« (cf. auch oben S. 95, 214, 215). Von all diesen Erklärungen schließt keine die andere aus, sie mögen nebeneinander (in verschiedenen Fällen mit wechselndem Grade) für das Vorkommen der Sterkome maßgebend sein.

Während sich die Sterkome zu gewissen Zeiten in kolossalen Quantitäten in dem Weichkörper der Schlickbewohner aufstapeln können, werden sie zu anderen Zeiten (namentlich zu

[1]) Leider wird dieses »naturgemäß« von v. Fürth nicht weiter begründet.

[2]) Über die verschiedene Deutung, die im Speziellen diese Gebilde erfahren haben, cf. vor allem Borgert (**00**, p. 260—269).

[3]) F. E. Schulze konnte für die Xenophyophoren den Nachweis erbringen, daß diese in ihren Granellaren Bariumsulfat zur Abscheidung bringen, so daß hier das Streben nach Einlagerung »schwerer« Substanzen besonders einleuchtend hervortritt (F. E. Schulze **05**, p. 14—16); der aus Bariumsulfat vorwiegend zusammengesetzte Schwerspath hat ein spezifisches Gewicht von 4,3—4,7.

Beginn der Fortpflanzungsperiode) in großer Menge nach außen gestoßen, und zu sogenannten »**Fäkalballen**« zusammengefügt, die von einer durchsichtigen Hüllhaut, der sogenannten »Glasmembran«[1]) umhüllt sein können (Textfig. LXVII *a*) oder aber einer besonderen Umhüllung entbehren. In solchen Fäkalballen findet man häufig neben den nach außen abgesetzten und zusammengeschobenen Sterkomen eine reiche Zahl von Exkretkörnchen oder auch von Xanthosomen[2]), welche die zwischen den einzelnen Sterkomen freibleibenden Fugen wie ein maschiges Netzwerk vollständig ausfüllen können. Infolge ihrer chemischen Resistenz bleiben die Sterkome oder die aus ihnen zusammengesetzten Fäkalballen nach dem Aussterben der Schale in dieser sehr häufig allein zurück (Taf. XXIX Fig. 27a und b)[3]), nämlich offenbar dann, wenn der Weichkörper vor dem Absterben keine Zeit fand, sie aus der Schalenmündung hinaus zu transportieren; in anderen Fällen können sie sich auf dem Boden, auf welchem ihre Produzenten leben, wie Schutthalden sedimentartig zusammenhäufen (Schaudinn **99**, p. 46; Winter **07**, p. 56).



Figur LXVII.
a = Fäkalballen mit Glasmembran *(Gl)*, Fremdkörpern *(F)*, Sterkomen *(S)* und Xanthosomen *(X)* von *Saccammina sphaerica* M. Sars. Vergr.: 100:1; *b* = Isoliertes Sterkom; *c* = Sterkome *(S)* in einer *Truncatulina lobatula* (W. & J.); Vergr.: 65:1.

Mit den Sterkomen und Fäkalballen sind die, namentlich in Schalen aus küstennahen, flachständigen Schlickböden häufig aufzufindenden **Eisenkies-** (Schwefelkies-) **Ablagerungen** nicht zu verwechseln (Rhumbler **92** und **94**a, p. 571—579 t. 22 f. 41, 42, 51—56), die **im verwesenden Weichkörper** der Foraminiferen aus den durch organische Substanz reduzierten Eisensulfaten, ferner aus den oft geringen Mengen von Eisenoxydulkarbonat und Sulfat der Alkalien und alkalischen Erden bei Gegenwart organischer Substanz ebenso wie in allen andern verwesenden organischen Substraten (Roth **79**, v. 1 p. 599) wie Schneckenschalen, Seeigelstachel usw. usw. entstehen. Sie zeigen Landnähe an, weil die Küste die löslichen Eisenverbindungen liefern muß.

Im durchfallenden Licht erscheinen diese Eisenkiesniederschläge als äußerst dunkle, man darf sagen, schwarze Kugeln, welche meist zu mehreren in einer Kammer zusammengelagert sind, aber auch in der Einzelzahl (Taf. XXI Fig. 10, E. K.) vorkommen. Ihr Durchmesser schwankt wie derjenige der Sterkome zwischen 6 und 30 μ; sie bestehen aber im Unterschied

[1]) Diese Glasmembran ist wahrscheinlich ein Produkt der pseudochitinigen Schalensubstanz. Auch die von Gruber (**84**, p. 494, 495) für *Gromia* erwähnten »Brutkapseln« dürften solche Fäkalballen mit Glasmembran vorstellen.

[2]) Cf. Rhumbler **94**a, p. 563—571; Schaudinn **99**, p. 47, 48; Winter **07**, p. 56.

[3]) Da diese Figur sich auf eine, als pelagisch anzunehmende Globigerine bezieht, muß diese wohl so dicht am Boden geschwebt haben, daß sie mit dem Bodendedritus in Berührung kam.

zu letzteren aus sehr kleinen Elementarkrümeln, in die sie sich meist durch nachhaltigen Druck auf das Deckglas zersprengen lassen; zuweilen erscheint ihr Kontur, der meist maulbeerförmig abschließt, unregelmäßig bis strahlenartig in solche Elementarkrümel auseinandergezogen (Taf. IX Fig. 12); unter besonders günstigen Umständen findet man aber auch die zackig scharfkantigen Umrisse einer echten Krystalldruse (Textfig. LXVIII). Eine sorgfältige Betrachtung mit Oberlicht läßt diese Gebilde von Sterkomen leicht unterscheiden durch den speisgelben Metallglanz, der den Schwefelkies verrät.



Figur LXVIII.
a = Entkalkte Schale von *Rotalia beccarii* (L.) mit Eiseneinlagerungen; in der Embryonalkammer deutliche Krystalle erkennbar. Vergr.: 215 : 1. — b = Isolierte Eisenkieskonglomerate aus einer abgestorbenen *Saccammina*; Vergr.: 120 : 1.

Durjardin, Max Schultze (**54**, p. 27) und Carter glaubten diese, von mir auch durch chemische Reaktionen sicher gedeuteten, Gebilde als Keimkörper auffassen zu dürfen, worüber das Nähere in meinen beiden oben zitierten Arbeiten nachgesehen werden kann, wo sich auch weitere Details über Vorkommen, chemische Nachweisbarkeit usw. finden; nur mag noch angeführt werden, daß sich auch diese Gebilde (wie die Sterkome) nach dem Glühen rot färben (Oberlichtbetrachtung!), eine Färbung, in der sie auch in fossilem Zustand auftreten können (Carter **88**, p. 264) und die bei der Gegenwart von Eisen nicht weiter befremdlich erscheint.

Anpassungen des Weichkörpers an die schwebende Lebensweise bei pelagischen Formen.

Wie nach unseren früheren Erörterungen (S. 216—225) die Schale der planktonischen Foraminiferen eine Reihe von Anpassungen an die schwebende Lebensweise erkennen lassen, ebenso hat auch der Weichkörper der Planktonarten selbst solche aufzuweisen.

Gleich den Radiolarien werden auch die Globigerinen und Hastigerinen zuweilen mit einer Gallerthülle angetroffen, die nach der Abbildung Wild's (bei Murray **76**, t. 23) von reichlichen, großen Vakuolen durchsetzt erscheint (Textfig. LXIX) und offenbar als Schwebeapparat die gleiche Bedeutung wie die gleichgebaute Schwimmgallerte oder Kalymma der Radiolarien hat (cf. Brandt **92** und besonders **95** für Radiolarien).

1. Die **Gallerthülle** ist merkwürdigerweise seither außer bei *Hastigerina pelagica* (Textfig. LXIX) von mir nur bei vereinzelten Exemplaren von Globigerinen gefunden worden. Warum sie den meisten Exemplaren fehlt, läßt sich nicht ersehen, vielleicht geht sie in der Regel beim Aufholen der Fänge verloren[1]), oder sie ist überhaupt nur ein passantes oder gelegentliches Besitztum der betreffenden Arten. Auf alle Fälle scheint sie keine unerläßliche Beigabe für alle pelagischen Formen darzustellen, denn Stuart (**66**, t. 18 f. 1), der *Orbulina universa* (bei ihm *Coscinosphaera ciliosa*) während des Lebens beobachtete, erwähnt von einer Kalymma dieser Form nichts, obgleich sie ihm doch besonders gelegen hätte sein müssen, da er seine *Coscinosphaera* für eine kalkschalige Radiolarie hielt.

[1]) So macht Häcker (**04**, p. 597) die Mitteilung, daß bei Radiolarien, die aus der Tiefe herausgezogen werden, die extrakalymmale Sarkodehaut platzt und die Sarkode ausfließt.

Die vorgefundenen Schwimmgallerten (Taf. XXIX Fig. 1a, 1b; Taf. XXXI Fig. 5, 14) zeigten Nichts mehr von einer Vakuolisation, sie erwiesen sich gegen verschiedene Farbstoffe, vor allem auch gegen Methylgrün-Eosin, das sonst leicht gallertige Substanzen färbt, als äußerst resistent; sie sahen im ganzen glasig bis bräunlich (Taf. XXXI Fig. 5) aus, ohne daß weitere Strukturen erkennbar waren, zuweilen waren sie so glashell, daß sich ihre Anwesenheit nur an Verunreinigungen erkennen ließ, die ihrer Oberfläche zufällig anklebten.

LXIX

A

S

Figur LXIX.
Hastigerina pelagica (d'Orb.), pelagisch gefischtes Exemplar mit erhaltenen Stacheln und ausgestreckten Pseudopodien; S = Schale; A = Alveolenmantel, der die Schale umgibt (nach Murray **76** t. 23); Vergr.: ca. 45 : 1.

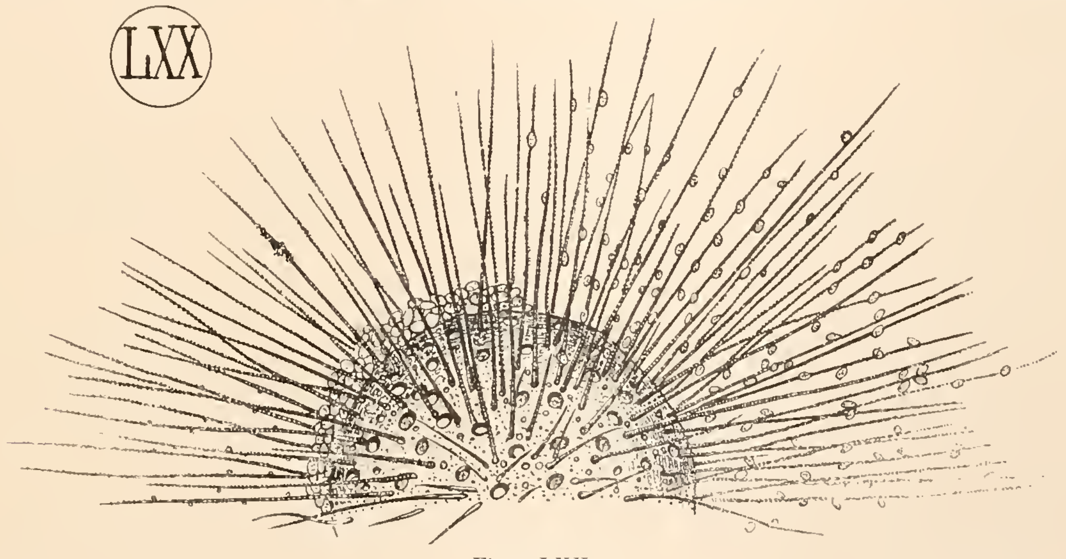
Diese Gallerthüllen sind natürlich bei ihrer glasigen Natur nicht mit den oben (p. 216, 217) bereits erwähnten **2. extrathalamen Sarkodemänteln** identisch, die durch den Zusammenfluß des aus Poren und Mündungen vorgeflossenen Plasmas entstehen, und die Schale oft so dicht einhüllen, daß diese, wie Murray (**76**, p. 534) berichtet, häufig ganz dem Anblick entzogen wird. Die äußere Plasmahülle ist (analog dem Verhalten bei den Radiolarien, wo sie als Pseudopodienmutterboden bezeichnet wird) als unter der Schwimmgallerte liegend anzunehmen, wenn beide gemeinsam vorkommen; sonst stellt sie die äußere Körperschicht dar. Eine solche äußere Plasmahülle fand sich nach Murray (**76**, p. 534) bei Pulvinulinen besonders stark entwickelt, und war von Pigmenten und Ölkugeln stark durchsetzt; ob außerdem auch bei den Pulvinulinen eine Schwimmgallerte wie bei *Hastigerina* vorkommt, konnte nicht entschieden werden, da bei den Beobachtungen nur partiell ausgestreckte Individuen vorlagen. Stuart (**66**, p. 331) beobachtete die Entstehung dieses extrathalamen Sarkodemantels bei *Orbulina*. Durch die größeren Poren der Orbulinakammer treten zahlreiche Plasmaströme aus, die sich auf der Außenfläche der Schale verteilen »und eine je nach dem physiologischen Zustande des Individuums mehr oder weniger dicke Schicht des äußeren Protoplasmas bilden, die noch durch Aufnahme der aus den ovaloiden Öffnungen [= Großporen] austretenden gelben Körper [= Zooxanthellen] beträchtlich verdickt wird«. Diese äußere Belegungsmasse erhält auch die Nahrungskörper zugeschickt und fließt auf den Schwimmborsten zur Pseudopodienbildung entlang.

Von diesem äußeren Plasmamantel war bei den konservierten Exemplaren unseres Materials nie mehr auch nur eine Spur erhalten; er ist beim Aufholen vermutlich in die Schale zurückgezogen worden.

Eine besondere Eigentümlichkeit des Weichkörpers, die ich noch bei keiner benthonischen Form angetroffen habe, und die deshalb gleichfalls mit der pelagischen Lebensweise der Plankton-

foraminiferen zusammenzuhängen scheint, ist die Einlagerung von 3. meist homogenen stärker lichtbrechenden, in Methylgrün-Eosin sich blaufärbenden, jedenfalls gallertigen **Strängen** bei Globigerinen (Taf. XXXIII Fig. 2, 5—11, 13—15, 17), bei Orbulinen (Taf. XXXVI Fig. 8, *G*), bei Hastigerinen (Taf. XXXVII Fig. 6, *Str*; Fig. 7, 8) und bei *Pullenia obliquiloculata* (Taf. XXXVIII Fig, 10 G. St.) sowie diejenige von schmäleren scharf abgesetzten in gleicher Weise färbbaren **pilzartigen Fäden** bei *Pulvinulina menardii* (Taf. XXVII Fig. 3—5, 7—9), die aber erst später bei der Spezialbeschreibung der einzelnen Formen näher erörtert werden sollen (cf. vor allem *Pulvinul. men.* und *Gobig. triloba*).

Wie bei den Radiolarien sind auch im Weichkörper von pelagisch gefischten Globigerinen Orbulinen und wahrscheinlich auch mancher anderer Spezies 4. zahlreiche kommensalistische bzw. symbiontische **Zooxanthellen** (Taf. XXXIII Fig. 2—4, Zoox.; Taf. XXXVI Fig. 8, 9a—d, 13, 14 Zoox.) zu finden, die aber auf alle Fälle kein Gemeingut aller pelagischen Spezies darstellen, sondern der *Pulvinulina menardii* beispielsweise ganz fehlen und die außerdem auch bei



Figur LXX.
Orbulina universa mit ausgestreckten Pseudopodien; links: die Zooxanthellen sind aus den Großporen ausgetreten und liegen im extrathalamen Sarkodemantel; rechts: die Zooxanthellen haben sich auf den Pseudopodien verteilt. Nur eine Halbkugel der *Orbulina* ist gezeichnet nach Stuart **66**, t. 18 f. 1); Vergr.: 300 : 1.)

einigen benthonischen Formen vorkommen. Stuart (**66**, p. 337) hat diesen Algen pelagischer Formen eine Sonderfunktion zugeschrieben, er nahm an, daß das Auf- und Absteigen von *Orbulina universa* auf einem plötzlichen Ortswechsel der gelben Zellen beruhe, die bald nach außen auf die Pseudopodien vorgestoßen, bald in das Innere des Weichkörpers zurückgezogen werden; das mit großer Energie und Schnelligkeit stattfindende Vorstoßen sollte die Hebung, die Zurückziehung die Senkung veranlassen. Wenn diese Auffassung auch sicher nicht ohne weiteres[1]) richtig sein kann, so wird man zustimmen können, wenn er weiterhin sagt: »hierbei

[1]) Eine Hebung der *Orbulina* unter Beihilfe der vorgestoßenen Zooxanthellen wäre nur dann denkbar, wenn die Ausstoßung vorwiegend nach unten stattfände. Ein Vorstoßen in radiärer Richtung aber, nach allen Seiten hin gleichmäßig, wird an Lage und Höhenstellung der *Orbulina* nichts ändern können, da die Rückstoßwirkung der Zooxanthellen auf einem Radius stets durch die entgegengesetzte auf dem gegenüberliegenden Radius aufgehoben werden muß.

wird zugleich durch die Ausbreitung der relativ großen gelben Körper auf den Pseudopodien der Reibungswiderstand der Gesamtoberfläche des Körpers gegen das Wasser dermaßen gesteigert, daß dieser Widerstand die Wirkungen der Schwere vollständig kompensiert und die Tiere nicht sinken, solange die gelben Körper auf den Pseudopodien ausgebreitet bleiben, was dagegen augenblicklich geschieht, sobald die fraglichen Körper wieder eingezogen werden«. Nicht das Aufsteigen, wohl aber das Schweben kann durch die zahlreich vorgeschobenen Zooxanthellen (cf. Textfig. LXX) vermittelt bzw. erleichtert werden.

Kommensalen im Plasmakörper[1]).

a) Zooxanthellen.

Wie bereits hervorgehoben, kommen die soeben für die pelagischen Foraminiferen (und auch Radiolarien) in einer Sonderfunktion namhaft gemachten **Zooxanthellen** auch im Weichkörper mancher benthonischen Formen vor. Sie unterscheiden sich von den ihnen offenbar sehr nahestehenden, in der Literatur meist mit ihnen gemeinsam erörterten chlorophyllgrünen Zoochlorellen durch ihre gelbe, gelbrötliche, rote oder braune Färbung, die von dem assimilierenden Farbstoff ihrer Chromatophoren herrührt. Ob dieser Färbungsunterschied zwischen Zooxanthellen und Zoochlorellen aber eine systematisch scheidende Bedeutung besitzt, muß fraglich erscheinen, seitdem Winter (**07**, p. 62) in *Peneroplis* zuweilen grüne Kommensalen auffand, die morphologisch genau mit der von ihm als *Cryptomonas (Zooxanthella) schaudinni* beschriebenen, im *Peneroplis* gewöhnlich vorkommenden, braun bis roten Zooxanthelle übereinstimmten.

Die grünen Formen kamen in scheinperforierten *Peneroplis*-Schalen vor, die braunen in Schalen mit kompakter Wandung, so daß der Färbungsunterschied, wie Winter in ansprechender Weise vermutet, vielleicht nur eine Anpassungserscheinung an die verschiedenartige optische Wirkung der Schale vorstellt. Die Scheinperforation scheint die Lichtstrahlen ungehindeter durchzulassen, als eine kompakte Wandausbildung, die eine Absorptionsfähigkeit der Lichtstrahlen nach Rot zu bewirkt[2]).

Das Rot der Zooxanthellen läßt sich überdies mit Süßwasser ausziehen und es bleibt dann eine grünliche Färbung, also eine gewisse Ähnlichkeit mit Zoochlorellen zurück; neben dem roten Farbstoff[3]) ist offenbar auch Chlorophyll vorhanden.

Obgleich die Zooxanthellen und die eventuellen Zoochlorellen verschiedener Foraminiferen sicherlich sehr verschiedener Natur und Herkunft sind (Schaudinn **99**, p. 62), zeigen sie

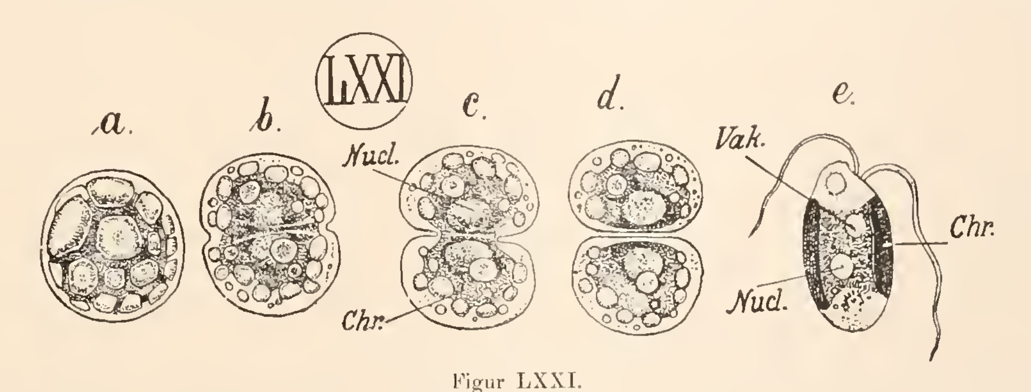
[1]) Literatur: Bütschli: »Protozoa«, p. 456—462 (Radiolarien) und p. 1832—1833 (Zoochlorellen). — Brandt **83**, p. 241; **85**, p. 70. — Schaudinn **99**, p. 55—62. — Oltmanns **05**, p. 361—375. — Winter **07**, p. 57—72. — Doflein **09**, p. 72—74.

[2]) Ebenso wie an Stelle der in den durchsichtigen Oberflächenschichten des Meeres lebenden, grünen Algen in den tieferen rotabsorbierenden Wasserschichten rotgefärbte Algenarten eintreten; Berthold **82**, p. 393; Brandt **83**, p. 298; vgl. auch Engelmanns (**82**, p. 227) Beobachtungen über die Abhängigkeit der Färbung der Assimilationskörper von der Lichtqualität.

[3]) Die spezifischen Algenfarbstoffe sind in Wasser löslich und leichter zersetzlich als das Chlorophyll. Rote Meeresalgen, die das Meer auf den Strand warf, werden bald grün, weil ihr Chlorophyll widerstandsfähiger ist, als das ihm beigegebene Phycoerythrin, das die Rötung bedingte (cf. Straßburger, Noll, Schenk und Schimper **95**, p. 49). Nach Winter (**07**, p. 63) besitzt der rote Farbstoff der Zooxanthellen von *Peneroplis* nahe Verwandtschaft zu dem Phycoerythrin. Vgl. hierzu auch Pfeffer **97**, p. 333.

doch keine sehr weit auseinandergehenden Größenunterschiede; ihre Größe liegt im allgemeinen zwischen 5 und 12 μ und kann in diesen Grenzen auch bei ein und derselben Form schwanken. Ihrer Algen bzw. Flagellatennatur entsprechend lassen sich außer dem Kern und den Chromatophoren auch die Einlagerung von Stärke oder Paramylum und auch eine aus Zellulose gebildete Zellmembran mehr oder weniger leicht mit den üblichen Reaktionen nachweisen; die Stärke kann auch durch ihre Polarisationserscheinungen deutlich gemacht werden (Winter **07**, p. 64 t. 1 photo 10).

Winter traf den Kommensalen *Cryptomonas schaudinni* im *Peneroplis* in zwei verschiedenen Zuständen an, nämlich erstens in einem mehr oder weniger kugligen Palmellenzustand mit nur einem Chromatophor, und zweitens in einem kryptomonasähnlichen Flagellatenzustand[1]) mit zwei Chromatophoren, zwei Geißeln und Vakuole (Textfig. LXXI). Der Peneropliskommensal verhält sich dem von Schaudinn (**99**, p. 55) aus *Trichosphaerium* beschriebenen *Cryptomonas brandti*



Figur LXXI.
Die Zooxanthelle *Cryptomonas schaudinni* Winter aus *Peneroplis*. Fig. *a*—*d* = Palmellenzustand. (*b*—*d* Teilungsstadien). Fig. *e* = Flagellatenzustand (*Chr.* = Chromatophor; *Nucl.* = Kern; *Vak.* = Vakuole (nach Winter **07**. t. 1 f. 3. 4); Vergr.: 2250 : 1.

sehr ähnlich, besitzt aber eine weit schwächere Zellulosemembran und andere im Original nachzusehende Eigentümlichkeiten; er vermehrt sich durch Zweiteilung (in zwei Tagen stieg die Anzahl in einem jungen *Peneroplis* von 67 auf 82) und kann das Plasma seines Wirtes ganz außerordentlich dicht erfüllen; bis 100 000 Algen wurden in einem Peneroplis geschätzt. Kopulationen der Flagellatenzustände wurden nicht beobachtet; die Infektion der megalosphärischen Peneroplen geschieht durch Aufteilung der im Mutterplasma vorhandenen Kommensalen unter die aus diesem Plasma hervorgehenden *Peneroplis*-Embryonen; die Art der Infektion von mikrosphärischen Peneroplen durch die Zooxanthellen konnte nicht sicher ermittelt werden.

Zu den Zooxanthellen sind außer den genannten, bereits von Bütschli (**86**, p. 95) als solche erkannten, Peneropliskommensalen, noch weiterhin zu rechnen, die von Moseley (**79**, p. 292, 293) bereits richtig gedeuteten und von Bütschli (**86**, p. 92—99) genauer behandelten Kommensalen des *Orbitolites*; und schließlich die von Stuart (**66**, p. 330) beobachteten gelben Körper pelagischer Orbulinen sowie die von Brandt (**83**, p. 222) bei pelagischen Globigerinen konstatierten Kommensalen.

[1]) Außerdem werden noch einige von Winter als Degenerationszustände gedeutete, abweichende Zustandsformen beschrieben und abgebildet (Winter **07**, p. 70, t. 1 f. 5—9).

In dem konservierten Globigerinen- und Orbulinenmaterial der Plankton-Expedition waren die Zooxanthellen als spindelförmige, zuweilen an dem einen Ende besonders stark zugespitzte Körper meist deutlich zu erkennen (Taf. XXXIII Fig. 2, 3 Zoox.; Fig. 7; Taf. XXXVI Fig. 13 Zoox.); wenn sie auf Schnitten quergetroffen waren, seigten sie einen kreisförmigen Kontur; ihr Längsmesser wechselte zwischen 8, 9—19,4 μ. Eine Zellmembran trat in den meisten Fällen als scharfe Randlinie hervor, sie war in Osmiumpräparaten besonders gut zu sehen, zeigte hier namentlich nach Zusatz von Glyzerin auch deutlich zwei Konturen und ergab mit Chlorzinkjodlösung die blaue Cellulosereaktion; sie ist aber recht dünn. Im Inneren ließ sich ein etwa 3 μ großer kugliger Kern mit den verschiedensten Farbstoffen meist unschwer färben. Zuweilen färbten sich bloß die Kerne, während der Plasmakörper und die Zellmembran sich vom Wirtsplasma kaum unterschieden (Taf. XXXIII Fig. 3 auf der rechten Seite der Figur nach unten hin); vor Verwechslung solcher isoliert gefärbter Kerne von Zooxanthellen mit Chromatinkörper des Wirtes selbst ist daher zu warnen. Im allgemeinen gleichen sich die Zooxanthellen der Globigerinen und diejenigen der Orbulinen so sehr, daß es sich um die gleiche Art von Zooxanthellen bei beiden zu handeln scheint: jedoch habe ich bei Orbulinen einigemal besonders langgestreckte Formen gefunden, die an beiden zugespitzten Enden einen oder auch je zwei Kerne besaßen (Taf. XXXVI Fig. 9a—c); sie machten den Eindruck *Scenedesmus*-artiger Teilungszustände, bei denen die Kerne sich nach den Enden hin verschoben haben und bei denen die Zellscheidewände nicht konserviert sind[1]). Ob auch das Taf. XXXVI Fig. 9d abgebildete einmal in einer *Orbulina* vorgefundene spindelförmige Gebilde, das neben dem Kern noch einen größeren kugligen Körper[2]) enthält und außerdem auch durch eine Membranverdickung an dem einen seiner zugespitzten Enden auffällt, den Zooxanthellen zugezählt werden darf, kann fraglich erscheinen. Es bleibt also möglich, daß *Orbulina* neben den in Globigerinen vorkommenden auch noch andere Zooxanthellenformen beherbergt.

Das symbiotische Verhältnis von Zooxanthellen und Foraminiferenplasma scheint nach den bislang vorliegenden Erfahrungen kein sehr inniges zu sein; Winter (**07**, p. 78) vermutet, daß als gegenseitiger Entgelt im wesentlichen nur der bekannte Stoffaustausch stattfindet, nämlich Abgabe von Kohlensäure und Stickstoffverbindungen seitens des Wirtes und Lieferung von Sauerstoff seitens des Kommensalen (cf. Brandt **83**, p. 272—288). Die Kommensalen des *Peneroplis* wurden auch während des Hungerns ihres Wirtes von diesem nicht verdaut; ebensowenig ließen sich an den freien Stärkekörnern — die bei dem Durchtritt der Zooxanthellen durch die engen Mündungsporen der *Peneroplis* leicht aus den Algen herausgepreßt werden und wohl auch auf andere Weise in das umgebende *Peneroplis*-Plasma hinein verschlagen werden — jemals irgendwelche Spuren von Verdauungsvorgängen wahrnehmen (Winter **07**, p. 67); geformte Stoffe scheinen also die Symbionten ihrem Wirte hier nicht zu liefern, wie dies in anderen Fällen nachgewiesen werden konnte.

---

[1]) Vgl. z. B. die Chodatsche Abbildung bei Straßburger, Noll, Schenk und Schimper **95**, p. 278 f. 239.

[2]) Vielleicht stellt der größere kuglige Körper einen Hauptkern dar, während der kleinere einem lokomotorischen, dem Blepharoplasten der Trypanosomen vergleichbaren, Kern vorstellt (cf. auch Winter **07**, p. 75).

Die Globigerinen und Orbulinen enthalten neben ihren Zooxanthellen häufig so zahlreiche Copepodenmuskeln als Nahrungseinschlüsse, daß auch für sie die Zooxanthellen kaum als sehr wesentliche Lieferanten irgend einer »geformten« Nahrung angesehen werden können, wenigstens nicht als solche, die die Aufnahme andrer geformter Nahrungskörper unnötig machen.

b) ?Zoorhabdellen nov.

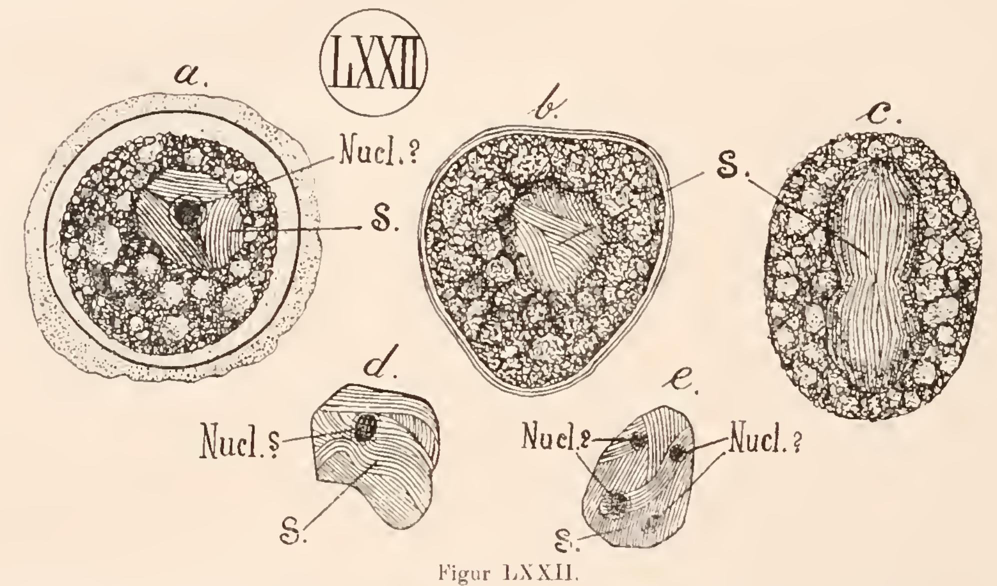
Mit dem vorstehenden Namen möchte ich eigentümliche zellige Einlagerungen bezeichnen, die sich in fast allen von mir aus der Nordsee gesammelten Exemplaren der *Truncatulina lobatula* Walk. et Jak. fanden, und die höchst wahrscheinlich ebenfalls als Kommensalen aufzufassen sind[1]), obschon sie den seither bekannten Formen gegenüber durch auffallende Eigentümlichkeiten ausgezeichnet sind. Sie sind meistens deutlich ellipsoid seltner fast kuglig gestaltet, haben einen längeren Durchmesser von 24—45 μ und sind vor Zooxanthellen hauptsächlich dadurch ausgezeichnet, daß sie in ihrem Inneren ein ganz eigentümlich angeordnetes Knäuel. dicht und parallel zueinander gelagerter, stark lichtbrechender, 1—1,2 μ breiter, Stäbchen enthalten. Die Anordnung des Knäuels ist manchmal spindelförmig, manchmal mehr oder weniger eckig verzogen, indem nebeneinanderliegende Partien parallel geordneter Fäden winklig aufeinandertreffen können und dabei auch den Grenzkontur winklig verziehen; zuweilen trifft man Stäbchenpakete, die in Auseinanderteilung in zwei Pakete begriffen erscheinen (Textfig. LXXIIc). Bei tieferer Einstellung zeigen die Stäbchenknäuel öfter eine Gitterzeichnung, die dadurch zustande kommt, daß mehrere Schichten solcher Stäbchen übereinanderliegen und die Stäbchen der übereinanderliegenden Schichten eine verschiedene Richtung einhalten; bei dem starken Lichtbrechungsvermögen der Stäbchen können solche Kreuzungsgitter ganz wie Diatomeenpanzer aussehen[2]). Künstliche Färbungen, die leicht von den Stäbchen aufgenommen werden, zeigen aber, daß es sich nicht um Kieselsäurepanzer handeln kann. Die künstliche Färbung der Stäbchen mit Eosin und auch anderen Färbereagentien fällt oft an den Konturrändern des Knäuels besonders intensiv aus, offenbar, weil die Fäden hier oft umgebogen sind, und darum das vom Beleuchtungsspiegel aufsteigende Licht häufig eine längere Strecke in ihnen zu passieren hat. Diese Stäbchenknäuel erreichen einen Durchmesser von 12—24 μ und entsprechen hierin den etwa gleich großen (12—20 μ) und auch sonst im Aufbau ähnlichen meist kernspindelähnlichen Bildungen, die Zuelzer (**04**, p. 245, t. 10 f. 9a—e) als Einlagerungen der *Difflugia urceolata* Cart. beschrieben hat. Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, daß es sich bei dieser Difflugie um analoge Bildungen handelt. Zuelzer vermutet Bakterienfäden in diesen eigenartigen Stäbchenpaketen; ich möchte sie eher für stäbchenförmige Eiweißkristalle halten, die auch sonst Farbstoffe aufspeichern und beispielsweise bei verschiedenen Pflanzenzellen[3]) eine

[1]) Ganz sicher ist diese Deutung aber keineswegs. Eine Untersuchung lebenden Materials könnte hier wahrscheinlich größere Sicherheit bringen. Man könnte auch an Fortpflanzungskörper denken.

[2]) So daß ich sie früher mit den von Carter aus *Orbitolites* beschriebenen, von ihm ursprünglich als Fortpflanzungskörper, dann aber als parasitische Diatomeen *(Cocconeis)* gedeuteten Gebilden identifizieren zu dürfen glaubte (Rhumbler **92**, p. 1), was vielleicht nicht zutrifft.

[3]) Vgl. z. B. Straßburger, Noll, Schenk und Schimper **05**, p. 61 f. 77 B. E.

ganz verschiedene Lagerung besitzen können (bald im Zelleib, bald im Kern, bald im Chromatophoren), so daß hiermit auch die verschiedene Lagerung dieser Gebilde in der Difflugie und in der *Zoorhabdella* sowie in einem gleich zu erwähnenden, dritten Falle ihr Analogon fände. Während nämlich bei der Difflugie die Fadenknäuel ohne bestimmte Position frei im Protoplasma liegen, zeigen sie bei dem mutmaßlichen Kommensalen die Eigentümlichkeit, daß sie den Kern in einigem Abstand von ihm kugelschalenartig[1]) umschließen, denn dieser tritt meistens — allerdings nicht immer — als eine gut färbbare, kuglige Masse von 4—5 μ Durchmesser mitten in dem Stäbchenknäuel mehr oder weniger deutlich hervor[2]); er ist in der Regel bläschenförmig von einer helleren Außenzone umgeben. Zuweilen (Textfig. LXXII *a*) waren die



Figur LXXII.
Die in ihrer Bedeutung fragliche *Zoorhabdella truncatulinae* nov., die sich in größerer Zahl im Weichkörper, namentlich in den Endkammern, von *Truncatulinae lobatula* W. & J. zu finden pflegt. *a* = mit starker gallertiger Zellmembran und deutlichem Kern (?) im Stäbchenpaket *(S)*; *b* mit dünnerer Membran; *c* = ohne erkennbare Membran und außerdem mit Stäbchenpaketteilung; *d* und *c* = isolierte Stäbchenpakete; Vergr.: 1350 : 1.

Zoorhabdellen von einer dicken, gallertigen Membran[3]) umgeben, viel häufiger war diese Zellmembran aber nur sehr dünn oder überhaupt nicht als Doppelkontur zu erkennen. Das Plasma erschien grob vakuolär.

[1]) Die Lagerung der Stäbchen entspricht somit derjenigen des Chromotophores (Chr. Textfig. LXXI) bei *Cryptomonas schaudinni* Winter; es läge darum nahe, auch hier ein Chromatophor zu vermuten. Der Umstand aber, daß Chromatophoren von stäbchenpaketähnlichem Aufbau seither nicht bekannt geworden sind, mahnt zur Vorsicht bei einer solchen Auslegung; auch das Vorkommen freier Stäbchenpakete bei *Difflugia* spricht nicht für eine solche.

[2]) Zuweilen waren mehrere kernähnliche Gebilde in dem Stäbchenpaket zu finden, zuweilen konnten solche überhaupt nicht nachgewiesen werden. Es ließe sich auch daran denken, ob die färbbaren Stäbchenpakete nicht vielleicht den Kern selber peripher als Bestandteile desselben abgrenzen und die kernähnlichen Gebilde nur als Binnenkörper des Kerns aufzufassen seien.

[3]) Im polarisierten Licht zeigten weder diese mutmaßlichen Zellmembranen noch irgendwelche andere Bestandteile der Zoorhabdellen Doppelbrechung. Wobei aber erwähnt werden muß, daß die Truncatulinen in Pikrinschwefelsäure entkalkt worden waren, so daß eventuelle kalkige Bestandteile der Membran, die Doppelbrechung hätten veranlassen können, verloren gegangen sein könnten.

Der dritte Fall, in welchem ich ein ähnliches Stäbchenbündel antraf, ist in Fig. 25 Taf. XXXIII abgebildet; das betreffende 17,4 μ große ellipsoide, aber an einem Pol abgeplattete Gebilde wurde in der Endkammer einer *Globigerina triloba* gefunden. Bei ihm liegt der relativ große kuglige Kern *(Nucl.)* neben dem Fadenknäuel *(F)* und beide füllen den zugehörigen Plasmakörper fast ganz aus. Mit der in *Truncatulina* angetroffenen *Zoorhabdella* kann dieser Organismus unmöglich identisch sein, und ich bezeichne ihn daher vorläufig als *Zuelzerella*. Ob diese *Zuelzerella* gleichfalls als Kommensale oder als erst kürzlich aufgegriffene (noch nicht angedaute) Nahrungsbeute in das Globigerinenplasma aufgenommen worden ist, läßt sich nach ihrer bloß einmaligen Auffindung nicht entscheiden.

Die Pseudopodien und über die mechanische Erklärung ihrer Wirkungsweisen.

Die Pseudopodien der Foraminiferen gehören dem retikulosen Pseudopodientypus an, d. h. sie sind bei allgemein fädigem Verlauf zu netzförmigen Verschmelzungen ihrer einzelnen Pseudopodialfäden befähigt und außerdem auch durch die sogenannte Körnchenströmung ausgezeichnet.

Durch die Körnchenströmung unterscheiden sich die neuerdings auch als „Rhizopodien“ bezeichneten Pseudopodien der Foraminiferen von den ihnen sonst — rein äußerlich genommen — oft sehr ähnlichen, fadenförmigen, mehr oder weniger hyalin erscheinenden körnchenlosen Filopodien der Filosa; auch ist im allgemeinen[1]) bei den Rhizopodien eine große Neigung zur netzförmigen Anastomosenbildung zwischen den Pseudopodien zu konstatieren, während die Filopodien im Gegensatz hierzu meist gar keine und nur in seltenen Fällen[2]) eine sehr geringgradige Anastomosenbildung zeigen.

Auf Rhizopodien, die schon längere Zeit ausgestreckt sind, bemerkt man stets zweierlei Strömungen, die auf demselben Pseudopodium dicht nebeneinander herlaufen können[3]), nämlich eine zentrifugale, die von dem zentralen Plasmaleib nach der Spitze des Pseudopodiums hin gerichtet ist, und eine zentripetale, die von den Enden der Pseudopodien nach dem Hauptkörper zurückführt. Je nachdem, ob die Zentrifugalbewegung überwiegt oder die Zentripetalbewegung, verlängert sich oder verkürzt sich das Pseudopodium in entsprechender Weise. Es behält dagegen seine Länge bei, wenn beide Strömungsarten mit gleicher Intensität verlaufen. »Immer besteht die Expansionsphase, d. h. die Ausstreckung der Pseudopodien, in einem zentrifugalen Vorfließen der lebendigen Substanz in das umgebende Medium hinein, die Kontraktionsphase, d. h. die Einziehung der Pseudopodien dagegen in einem zentripetalen Zurückfließen von der Peripherie nach dem zentralen Zellkörper. Die Expansionsphase ist charakterisiert durch Vergrößerung der Oberfläche, die Kontraktionsphase durch Streben nach der Kugelgestalt« (Verworn **09**, p. 282). Die Entsendung der Pseudopodien geschieht bei den imperforaten Foraminiferen von der Mündung aus, zuweilen scheint aber das Protoplasma, indem es reichlicher aus der Mündung vorquillt, über die Schalenaußenfläche sich wie ein Überzug

---

[1]) Nach Stuart (**66**, p. 331) soll sich die Bewegung der Pseudopodien bei *Orbulina* ganz und gar auf ein Auf- und Abströmen auf den feinen Schwebeborsten der Schale beschränken, so daß hierdurch eine netzförmige Verschmelzung der Pseudopodien in der Regel kaum stattzufinden scheint.

[2]) Eine derartige Anastomosenbildung bildet Zarnik (**07**) von der filosen *Sromia solenopus* Z. ab.

[3]) Bei dickeren Pseudopodien scheint sich die zentrifugale Strömung vorwiegend in der Axe, die zentripetale aber auf der Peripherie des Pseudopodienstranges abzuspielen (Verworn **09**, p. 281, 282).

auszubreiten und von diesem aus die zarten Pseudopodien ausstrahlen zu lassen (Bütschli **80**, p. 119, cf. auch oben p. 116, 131). Auch bei den Perforaten spielt die Schalenmündung bei dem Ausstrecken der Pseudopodien zunächst die Hauptrolle, späterhin treten jedoch bei den allermeisten Perforaten auch Pseudopodien aus den Schalenporen hervor. Nur bei den feinporigen Nodosarien, deren Poren für die Körnchen der Pseudopodien zu eng sind[1]), scheint die Pseudopodienentfaltung ganz auf die Mündung beschränkt zu sein (Durjardin **35**, p. 347 für Cristellarien; Gruber **84**, p. 501 für *Lagena*).

Die Pseudopodien, die sehr lang sein können[2]), sind im allgemeinen gerade und divergieren von ihrer Ursprungsstelle aus meist nach vorwärts, zuweilen auch nach rückwärts, sie können sich bei entsprechender Lagerung ihrer Ausgangspunkte auch einander überkreuzen; im übrigen ist ihre Anordnung eine sehr wechselnde, zuweilen aber auch eine für einzelne Formen typische[3]) (M. Schultze **54**, p. 17 ff.).

Sehr auffallend kann unter Umständen das erste Ausstrecken der Pseudopodien vor sich gehen, so beschreibt M. Schultze, daß die zuerst aus der Schalenmündung hervorkommenden Pseudopodien bei [*Gromia oviformis* (nec! Dugardin 1835) —] *Allogromia ovoidea* Rhumbl. zuerst tastend umhersuchen, ehe sie sich an feste Körper oder der Unterlage festlegen (M. Schultze **54**, p. 17), und ich selbst konnte das gleiche Schauspiel bei der nahverwandten *Lieberkühnia paludosa* (Cienk.) beobachten. Es entwickelten sich zuerst an ihrem Ende keulenförmig angeschwollene Pseudopodien, die auf ihrer Oberfläche auffallend glatt waren und ganz wie Schlangen ihre kopfartigen Keulenenden emporhoben, dahin und dorthin tasteten, wieder zurückbogen, nach einer anderen Richtung vorgingen und sich auch sonst in schlangenförmigen Wellen über die Unterlage hinbewegten, ehe sie sich festlegten und die Netze mit ihrer Körnchenströmung entfalteten. Man kann sich hier kaum des Eindrucks entschlagen, daß diese ersten Endknöpfe der Pseudopodien eine Tastfunktion ausüben[4]). Nutierende Schwingungen der knopfartig verdickten Enden von vorrückenden Pseudopodien beobachtete auch Winter (**07**, p. 50) bei *Peneroplis*[5]).

Außer dieser wahrscheinlichen Tastfunktion haben die Pseudopodien die Nahrungsaufnahme und die Lokomotion zu verrichten. Das Nähere über diese Verrichtungen wird sich aus der Besprechung ihrer Mechanik ergeben, und hier soll nur erwähnt werden, daß bei dem

[1]) Die Feinperforation scheint hier nur der Atmung und anderen molekularen Importgeschäften zu dienen (cf. p. 131 und Pütter **07**, p. 308 sowie Pütter **09**, p. 54).

[2]) Bei *Myxotheca* fand Schaudinn (**93**, p. 24) Pseudopodien, die 4—5 cm, d. h. 80 bis 100 mal so lang als der Durchmesser des übrigen Weichkörpers waren.

[3]) Um für den letzteren Fall ein auch mir bekanntes Beispiel zu nennen, fallen die Allogromien oft dadurch auf, daß sie neben ihren anderen Pseudopodien ein geradegestrecktes besonders breites und besonders langes so zu sagen ein Hauptpseudopodium in der Längsachse der Schale vorzuschicken pflegen; dieses Hauptpseudopodium kann die zehnfache Länge der Schale erreichen, während die übrigen erheblich kürzer sind.

[4]) Eine solche Tastfunktion schreibt auch Schaudinn (**99**, p. 13) den fingerförmigen Pseudopodien des *Trichosphaerium* zu.

[5]) Sie sind hier von schlagend rotierender Art, mit kleiner Amplitude und von verschiedener Schnelligkeit; die schwingende Endstrecke ist 5—10 μ lang, der hyaline Endknopf mißt nur einen Bruchteil eines μ.

Ergreifen und Festhalten lebender Nahrung, die Pseudopodien unter Umständen eine lähmende Wirkung auf die eingefangenen Opfer auszuüben scheinen[1]). Max Schultze (**54**, p. 23) erwähnt eine derartige Giftwirkung der Pseudopodien gegen kleine Organismen, z. B. Infusorien, für *Gromia* und *Polystomella*, nachdem eine solche offenbar zuerst von Ehrenberg (**38**, p. 303) für die Heliozoe *Actinophrys sol* angegeben worden war[2]). Ganz sicher aber ist, daß sich diese lähmende Giftwirkung nicht allen Infusorien oder Flagellaten gegenüber in gleicher Weise äußert, denn Winter (**07**, p. 11) hat die Beobachtung gemacht, die ich vollauf bestätigen kann, daß *Stylonychia* sp. munter auf den Pseudopodien und in den manchmal halbleeren Endkammern von *Peneroplis* Corso laufen kann, ohne Schaden zu nehmen.

Bei *Peneroplis* und *Polystomella* konnte ich überdies die Beobachtung machen, daß Flagellaten mit ihren Geißeln auf den Pseudopodien hängen bleiben, ohne Lähmungserscheinungen zu zeigen, daß sie sich dann oft lange (bei *Polystomella* bis drei Minuten beobachtet) loszureißen streben, um schließlich, wenn ihre Fluchtbewegungen ohne Erfolg waren — nicht unhäufig führen sie zur Befreiung[3]) — nach der Schale hin transportiert zu werden, indem sie meist schon auf diesem Transport zerfallen. Ganz entsprechende Erfahrungen hat schon Verworn (**89**, p. 148 t. 3 f. 11) bei der Nahrungsaufnahme der *Lieberkühnia wagneri* gemacht und ganz im Gegensatz zu einer Lähmungserscheinung gefunden, daß »immer nur lebhaft sich bewegende Organismen von den Pseudopodien der Foraminiferen festgehalten werden«. Durch künstliche Bewegung konnten sogar indifferente, d. h. im unbewegten Zustand nicht importfähige, Fremdkörper zur Aufnahme in das Pseudopodiennetz der *Polystomella crispa* gebracht werden; eine Papierfaser wurde von den Pseudopodien nur so lange dem Körper zugeführt, als sie in Bewegung erhalten wurde (loc. cit. p. 148, 149). Der mechanische Reiz der Bewegung der Beute macht die Oberflächenschicht der Pseudopodien klebrig, das Pseudopodium wirkt dann wie eine Leimrute; allerdings wie eine solche, deren Belag gleichzeitig auch chemisch (verdauend) wirkt. Daß die Pseudopodien selbst verhältnismäßig sehr große Copepoden einzufangen und vollständig auszuräumen, daß sie also organische Nahrung ohne direkte Beihilfe des übrigen Weichkörpers zu töten und zu lösen vermögen, fand oben (cf. p. 239) schon Erwähnung.

Ähnlich wie sich bei den lobosen Rhizopoden nicht die ganze Masse des Pseudopodiums als gleichmäßig flüssig erweist, sondern wie dort eine zähflüssige bis gallertige ektoplasmatische

[1]) Copepoden, die mit den Pseudopodien in Berührung kommen, zucken nur heftig zusammen (Winter **07**, p. 10).

[2]) Jedoch hat man sich bei den einschlägigen Beobachtungen vor Täuschungen zu hüten, da sehr häufig gerade springende Formen von Infusorien (z. B. *Mesodinium*, *Pleuronema*) und Flagellaten zwischen den Pseudopodien ihr Wesen treiben, und ihr abruptes Stillestehen nach einem Sprung, wie ich aus eigner Erfahrung weiß, einer momentanen Lähmung ganz außerordentlich ähnlich sehen kann, zumal, wenn ein solcher Sprung auf dem Pseudopodienwerk sein Ende findet, und unter Umständen dann auch eine Umfließung der Beute während des selbstbewirkten Stillstandes derselben oft leichter von statten geht, als wenn das Beutetier nach einer kürzeren Pause eine neue Sprungbewegung vornimmt, und sich dann oft wieder befreit, um außerhalb des Pseudopodiennetzes am beliebigen Orte sein lähmungsähnliches Stillstehen zu wiederholen. Eine Neuprüfung der Schultzeschen Befunde erscheint mir hiernach sehr angezeigt.

[3]) Es gibt sich hierin eine gewisse Unsicherheit in der Wirkung flüssiger Fangwerkzeuge zu erkennen, auf die ich jüngst (Rhumbler **10**, p. 217) besonders aufmerksam gemacht habe, und die bei einer gewissen Steigerung die Erscheinungen hervorrufen, die Jennings (**04**) zur Aufstellung seines Begriffes »Trial and error« für Amoeben geführt haben.

Außenschicht und eine entoplasmatische dünnerflüssige Schicht unterschieden werden kann, so ist auch die Konsistenz der retikulosen Pseudopodien auf keinen Fall durch ihren ganzen Querschnitt hindurch eine gleiche. Die Zähigkeitsverhältnisse liegen aber bei den Retikulosa umgekehrt wie bei den Lobosa und auch wie bei den Filosa, die dünnerflüssige Substanz liegt nämlich nach den übereinstimmenden Angaben von M. Schultze (**63**), Bütschli (**92**, p. 68), Schaudinn (**93**, p. 24 und **95**, p. 211), Rhumbler (**94**a, p. 492) und Winter (**07**, p. 51) in der Außenschicht der Pseudopodien, setzt sich aber nur selten und unter besonderen Umständen (cf. Schaudinn **95**; Winter loc. cit.) an besonderen Stellen, von der zähflüssigen bis gallertigen Achsenpartie der Pseudopodien so scharf ab, daß die dünnflüssige Rinde sich ohne weiteres leicht von den zäheren Achsenpartien unterscheiden läßt, meist scheinen die Schichten graduell, für das Auge schwer trennbar, ineinander überzugehen. Die Leichtflüssigkeit der Außenschicht läßt sich an der Körnchenbewegung mit zwingender Bestimmtheit erkennen, denn das rasche Aneinander-Vorbeischieben der Körnchen oft in entgegengesetzter Richtung in denkbar dichtestem Nebeneinander läßt die Annahme dazwischen liegender, auch nur in geringfügigstem Grade fester Substanzen nicht zu (Rhumbler **03**a, p. 184).

Bei Pseudopodien, die zufällig oder absichtlich mit größeren Luftblasen in Berührung gebracht worden sind, wird das über die Luftblase hinausstehende Pseudopodienende so schlaff, daß es bei der geringsten Erschütterung hin- und herschwankt, während die unberührten Pseudopodienteile in straffer Ausstreckung verharren. Ich vermute, daß die Luftblase durch ihre Ausbreitungswirkung (Rhumbler **03**a, p. 312) die dünnflüssige Rindenschicht von der Achsensubstanz des Pseudopodiums wegreißt, und dadurch das Schlaffwerden des Pseudopodiums veranlaßt.

Ob das Pseudopodienprotoplasma in allen Stücken dem Plasma des übrigen Weichkörpers entspricht, ist zum mindesten sehr zweifelhaft, wenn nicht ausgeschlossen, da sich in einigen Fällen ein besonderes Färbungsvermögen desjenigen Plasmateiles nachweisen ließ, der bei monothalamen Formen der Mündung zunächst liegt (cf. p. 234) und darum für die Pseudopodienbildung auch in erster Linie in Frage kommt, und weil außerdem das der Mündung zunächst liegende Mündungsplasma, wie oben gezeigt wurde, bei der Schalenbildung einen größeren Randwinkel bei dem Kammerbau liefert, als das von der Mündung weiter abliegende Plasma (cf. p. 69). Wahrscheinlich ist das Mündungsplasma, das die Pseudopodien vor allem auszuspinnen hat, von Haus aus zähflüssiger[1]), und entmischt sich dann beim Ausspinnen der Pseudopodien unter Einfluß des umgebenden Wassers in die dünnflüssige Außenschicht und in die eventuell gelatinierende zum mindesten sehr zähflüssige Achsensubstanz; beim Einziehen der Pseudopodien vereinigen sich dann wahrscheinlich die entmischten Substanzen wieder zu einem zähflüssigeren Plasma, das hauptsächlich an der Mündung liegt, aber bei perforaten Formen wohl auch unter der Schale hinziehen kann[2]), um durch die Poren Pseudopodien zu entlassen (cf. M. Schultze **54**, p. 21 t. 5 f. 11).

In Jodlösung färbt sich die Grundmasse der Pseudopodien braun, wie andere stickstoffhaltigen Gewebe auch, in verdünnter Ätzkalilösung erhärtet sie aber zunächst und wird in diesem Reagens viel später gelöst, als die Körnchen der Pseudopodien, die sich ziemlich rasch lösen (M. Schulze **54**, p. 19).

---

[1]) Wegen des größeren Randwinkels.

[2]) Das zähflüssigere Plasma würde in dieser Lagerung dem Ektoplasma loboser Formen etwa gleichkommen.

Die Körnchenströmung[1]) kommt dadurch zustande, daß die Körnchen von dem fließenden Plasma erstens: passiv mitgenommen werden, und das außerdem aber zweitens: die Körnchen, wenigstens zeitweilig, eine eigentümliche Eigenbewegung[2]) ausführen. Die Körnchen verhalten sich demnach nicht wie aufgeschwemmte Körperchen, sondern eher wie lebendes Kleinplankton innerhalb einer Wasserströmung, gegen deren Geschwindigkeit die einzelnen Planktonwesen zwar nicht aufkommen können, in deren Innerem sie sich aber doch in höherem oder geringerem Grade selbständig zu verlagern vermögen. Gleichwohl wäre es sicher ganz unrichtig angesichts dieser Eigenbeweglichkeit der Körnchen, die an sich schon stark gegen ihr passives Transportiertwerden im Strome zurücktritt, auf eine besonders hohe Organisation oder Struktur der strömenden Körnchen zu schließen. Es kann vielmehr kaum einem Zweifel unterliegen, daß die Pseudopodialkörnchen nichts weiter als Partikelchen darstellen, die als frühere oder spätere Derivate von aufgenommener Nahrung herrühren, und hier auf den Pseudopodien ihrer allmählichen Auflösung entgegengeführt werden. Schon M. Schultze (**63**, p. 26, 27) und Jensen (**01**, p. 392—395 f. 4) konnten den Nachweis erbringen, daß Karmin und Stärkekörnchen, die man an Foraminiferen künstlich verfüttert, nach ihrer Aufnahme auf den Pseudopodien ebenso hin- und herströmen, wie die anderen von der Foraminifere mitgebrachten Pseudopodialkörnchen, und ich selbst weiß aus mehrjähriger Erfahrung, daß die Pseudopodien von *Peneroplis* und *Polystomella* ihre Körnchen mehr und mehr einbüßen bis ganz verlieren, wenn man die Tiere hungern läßt[3]), daß die Körnchen aber nach einiger Zeit wieder auftreten, sobald neue Nahrung geboten wird.

Wie schon Bütschli (**92**, p. 206) hervorgehoben hat, läßt sich die Eigenbewegung der Pseudopodialkörnchen der lebhaften Bewegung von Kampferteilchen auf einer reinen Wasseroberfläche mechanisch vergleichen. Letztere beruht bekanntlich darauf, daß Kampfer sich etwas in Wasser löst und hierbei eine außerordentlich starke Erniedrigung der Kapillaritätskonstante des Wassers bewirkt. »Da die Lösungsgeschwindigkeit nicht allseitig die gleiche ist, erzeugt die verschieden große Spannung an verschiedenen Stellen die Bewegung« (aus: Freundlich **09**, p. 271—272). In ähnlicher Weise läßt sich die Eigenbewegung der Körnchen auf eine ungleichmäßige Auflösung derselben im Pseudopodialplasma zurückführen, eine Auflösung, die allerdings — ganz ebenso wie bei dem Kampfer, bei dem sich eine Größenabnahme der auf der Wasseroberfläche hin- und herziehenden Körnchen auf keine Weise feststellen läßt — mit so geringfügigem allmählichen Substanzverlust für die Körnchen verbunden ist, daß sich kaum hoffen läßt, sie in zusammenhängender

[1]) Aus der zahlreichen Literatur über die Körnchenströmung seien folgende genannt: Dujardin (**41**); M. Schultze (**54**, p. 17 ff. und besonders **63**); Haeckel **62**); Bütschli (**80**, p. 118—121 und **92**, p. 64, 206); Verworn (**89**, p. 82 und **09**, p. 279—282); Schaudinn (**93**, p. 24 und **95**, p. 211, 212; Jensen (**02**, p. 11, 12); Gurwitsch (**04**, p. 85—91); O. Hertwig **06**, p. 111; Winter (**07**, p. 10, 49—52); Doflein (**09**, p. 30, 102).

[2]) Die einzelnen Körperchen sind nämlich nicht an die Schnelligkeit der Strömungsbahn, in der sie liegen, unabänderlich gebunden, sondern sie vermögen sich innerhalb des Stromes gegenseitig zu überholen und mit einer gewissen Selbständigkeit so zueinander zu verschieben, daß ihre verschiedene Schnelligkeit unbedingt nicht allein einer verschiedengradigen Reibung durch ungleiche Positionen im Strom [Reibung in der Strommitte anders als an den Stromrändern] zugeschrieben werden kann.

[3]) Hungernde retikulose Formen können unter solchen Umständen leicht wie filose Formen erscheinen. Bei den echten *Filosa* aber findet auch nach reichlichster Fütterung nie eine Körnchenströmung statt, schon deshalb nicht, weil bei ihnen im Unterschied zu den Retikulosen, zu denen sämtliche Foraminiferen gehören, die Außenschicht der Pseudopodien viel zu zähflüssig, viel zu gallertig ist, um eine den Foraminiferen vergleichbare relative schnelle Strömung der oberflächlichen Pseudopodienschichten zuzulassen.

Beobachtung mit dem Mikrometer zu konstatieren, zumal es unmöglich sein dürfte, bestimmte Einzelkörnchen durch genügend lange Zeiträume hindurch zu beobachten [1]); die Oberflächenspannungen, die hier in Aktion sind, sind eben derart empfindlich, daß schon die Abgabe weniger Moleküle, wie sie mit der Verdauung verknüpft sein muß, ausreichen kann, derartige Verschiebungen zu bewirken [2]).

Wie sich die Eigenbeweglichkeit der Körnchen auf Grund der Oberflächenspannungsverhältnisse erklären läßt, so erscheint auch die Strömung der Pseudopodienäste einer entsprechenden Erklärung nicht unzugänglich, wenn auch bis jetzt eine befriedigende künstliche Nachbildung des retikulären Pseudopodienspieles, die einer solchen Erklärung als Rückhalt dienen könnte, noch nicht geglückt, aber auch kaum noch ernstlich versucht worden ist [3]).

Das Ausstrecken der Pseudopodien, die sogenannte Expansionsphase Verworns entspricht in unverkennbarer Weise dem von mir [4]) näher analysierten Ento-Ektoplasmaprozeß loboser Pseudopodienbildung, während die Einziehung der Pseudopodien, also die Contraktionsphase Verworns, dem Ekto-Entoplasmaprozeß loboser Formen gleichzusetzen ist. Wie sich nun der Ento-Ektoplasmaprozeß bei lobosen Amöben auf eine Verringerung der Spannung [5]) der Oberfläche an der Stelle der Pseudopodienbildung zurückführen läßt, bei welcher der anderwärts unverminderte Oberflächendruck der Amöbenoberfläche entoplasmatische Innenpartien des Plasmas nach der Stelle der Druckverminderung hinpreßt und hierdurch nach der Oberfläche hin verlagert, wo sich diese vorgepreßten entoplasmatischen Plasmateile unter dem Einfluß des umgebenden Wassers zu Ektoplasma verdichten, so läßt sich auf gleiche Druckverminderung auch das Vorschieben fadenförmiger und nach dem Hinzudenken der Pseudopodialkörnchen bis zu einem gewissen Grade auch der retikulosen Pseudopodien verstehen (vgl. Jensen **01**, p. 373 f. 3); wir erhalten bei der Expansion die »cylindrogene Strömung« Jensens.

Um das Zurückströmen der Pseudopodien zu verstehen, das, wie gesagt, als Kontraktionsphase dem Ekto-Entoplasmaprozeß loboser Formen entspricht, und von Jensen als sphaerogene Bewegung bezeichnet worden ist, weil der gesamte Plasmakörper beim Einziehen der Pseudopodien sich dem Kugelzustand mit seiner minimalen Oberflächenentfaltung

[1]) Genauere Erfahrungen, ob die Körnchen in ihrer Durchschnittsgröße während des Hungern abnehmen, ehe sie verschwinden, liegen nicht vor, so wahrscheinlich ein solches Verhalten auch ist. Ein Angedautsein zirkulierender Stärkekörner konnte Jensen (**01**, p. 394) konstatieren.

[2]) Die Intensität der Bewegung der Kampferstückchen ist natürlich eine erheblich größere als diejenige der Pseudopodialkörperchen, einmal, weil sich der Kampfer auf der leichtflüssigen Wasseroberfläche bewegt, während das Plasma um vieles zähflüssiger ist, und dann, weil die Herabdrückung der Kapillaritätskonstanten des Wassers durch den gelösten Kampfer eine ungewöhnlich beträchtliche ist.

[3]) Man weiß zwar, daß manche flüssige Stoffe, wie Öl auf der Oberfläche einer alkalischen Flüssigkeit oder Kreosot oder auch abgestandene Karbolsäure auf einer Wasseroberfläche Formen anzunehmen vermögen, die eine gewisse Ähnlichkeit mit radiären fädigen Pseudopodien besitzen (vgl. Verworn **09**, p. 698 f. 302 und auch Roux **95**, Bd. 2, p. 35), von Strömungen, die aber gleichzeitig zentrifugal und zentripetal nebeneinander hin und herlaufen wie bei den retikulären Pseudopodien, ist seither kein Beispiel aus dem Anorganismischen bekannt.

[4]) Cf. Rhumbler **98**, p. 150—158 und **05**a, p. 43—41.

[5]) Dabei ist es bis zu einem gewissen Grade gleichgültig, ob die Spannung der Oberfläche durch die sogenannte Oberflächenspannung von flüssigen Trennungsflächen oder ob sie als eine durch die Gelatinierung des Ektoplasmas verursachte Spannung oder ob sie in einzelnen Fällen vielleicht auch als elastische Spannung einer eigentlichen Oberflächenhaut auftritt.

und minimaler Oberflächenspannung zu nähern strebt, muß angenommen werden, daß die vorgestreckten Pseudopodien früher oder später nach ihrer Ausreckung in das umgebende Wasser, — sei es durch die Einwirkung des Wassers selbst, sei es durch die Arbeiten, die sie im umgebenden Wasser [Aufnahme von Sauerstoff, Nahrungsaufnahme, Festheftung an Fremdkörpermaterial, Abgabe von solchen Stoffen, die sich etwa in dem Pseudopodialplasma in Lösung fanden u. dgl.] verrichtet haben —, eine derartige physiologische chemische Umwandlung erfahren, daß ihre beim Ausrecken verringerte Oberflächenspannung allmählich wieder größer wird und schließlich sich so steigert, daß die ausgeschickten Fortsätze von dem Druck ihrer eignen Oberfläche wieder in den zentralen Hauptplasmakörper mit seiner geringeren Oberflächenspannung zurückgedrückt werden.

Eine gewisse Schwierigkeit besteht aber für die retikulosen Pseudopodien in Beziehung auf diese allgemeine Erklärung darin, daß gleichzeitig auf demselben Pseudopodium verschiebbare, zentripetale und zentrifugale Strömungsgeleise dicht nebeneinander herlaufen, so daß hier nicht wie bei den übrigen Pseudopodienarten für das ganze Pseudopodium eine temporär gleichsinnige[1]) Spannungsart der pseudopodialen Oberflächenschichten angenommen werden darf. Man kann sich indessen die Erscheinung dadurch erklärt denken, daß auf dem gleichen Pseudopodium gleichzeitig Plasmazustände von größerer und niederer Oberflächenspannung verteilt liegen, von denen die mit größerer Oberflächenspannung nach dem Weichkörper zurückzuströmen streben, während diejenigen mit geringerer Oberflächenspannung zentrifugal von ihm wegzufließen bestrebt sein müssen, sobald nur die Kohärenz der Flüssigkeitsschichten an keiner Stelle eine Unterbrechung erleidet. Für den Zusammenhalt der verschiedengradig gespannten Schichten sorgt aber der zähflüssige Zustand des pseudopodialen Plasmas selber.

Es ist Jensens Verdienst, im Anbau an die früheren diesbezüglichen Erwägungen Verworns (Verworn **92**, **92**a in neuerer Form **09**, p. 279—283 und 695—700) eine allgemein physiologische Grundlage für die Entstehung dieser verschiedenen Spannungsgrade der Oberflächen fließender Plasmateilchen in dem verschiedenen Grade einer aufsteigenden »assimilierenden« und einer absteigenden »dissimilierenden« Zustandsänderung der Biogene (Verworn **03**) geboten zu haben.

Nach Hering lassen sich die Vorgänge im Protoplasma als Assimilations- und Dissimilationsarbeit unterscheiden. »Da eine Pseudopodienbildung stets unter solchen Umständen auftritt, wo günstige, stoffliche und energetische Bedingungen für die Assimilierung vorhanden sind und da dieselbe durch assimilatorische Reize befördert wird«, so liegt von vornherein die Folgerung nahe, »daß es die durch die gesteigerte Assimilierung bewirkten lokalen Änderungen des Protoplasmas, also eine lokale, aufsteigende Änderung sei, welche die Verminderung des Oberflächendruckes bedinge[2]) (Jensen **02**, p. 29).

[1]) Bei den lobosen Formen ist also die Spannung der Oberfläche der Pseudopodien entweder kleiner als die des übrigen Plasmakörpers, nämlich während des Ausreckens, oder gleichgroß beim Verharren in bestimmter Lage, oder größer, nämlich während der Zurückziehung; bei den retikulosen Formen kommen dagegen beide Spannungsarten auf derselben Pseudopodienstrecke gleichzeitig nebeneinander vor.

[2]) Diese Annahme macht auch in ökologischer Hinsicht verständlich, daß der Organismus sich dahin bewegt, wo die günstigsten Lebensbedingungen obwalten (Jensen **02**, p. 30; cf. auch Rhumbler **98**, p. 252); er bewegt sich nach den günstigsten Assimilierungsbedingungen hin, weil diese seine Oberflächenspannung am meisten herabsetzen.

In der Tat läßt sich eine solche Wirkungsart der Assimilierung auch leicht begreifen. Anerkanntermaßen ist nämlich die Assimilierung, so schließt Jensen weiter, mit einer Vereinigung mehrerer verschiedener Moleküle des Assimilierungsmaterials zu komplizierteren Biogenmolekülen verbunden, so daß also eine aufsteigende Änderung des Protoplasmas eine Verminderung seiner Molekülzahl bedeutet; da aber die Oberflächenspannung, von der Krümmung der Oberfläche abgesehen, unter sonst gleichen Umständen (gleichbleibender Temperatur), dem Quadrat der Anzahl der zusammenwirkenden Moleküle proportional anzunehmen sein wird[1]), so muß auch mit der aufsteigenden Änderung und der durch sie veranlaßten Verminderung der Molekülzahl die Oberflächenspannung des assimilierenden Plasmas abnehmen. Die Erklärung der Ausreckung der Pseudopodien würde also keine Schwierigkeiten bereiten.

Für die Einziehung der Pseudopodien gilt im wesentlichen das Umgekehrte des eben Ausgeführten. Sie erfolgt unter Umständen, die eine Dissimilierung der lebendigen Substanz begünstigen müssen, d. h. vor allen Dingen bei absteigender Änderung infolge dissimilatorischer Reize, unter Erhöhung der Molekülzahl, indem große Biogenmoleküle je in eine Anzahl von Dissimilierungsprodukten zerfallen; und daraus ergibt sich aus der Hypothese eine Erhöhung des Oberflächendruckes. »Findet diese im Bereich eines Pseudopodiums statt, so erfolgt ein Druckausgleich nach dem zentralen Plasmakörper, welcher erst mit völliger Verstreichung des Pseudopodiums vollendet ist« (loc. cit., p. 31). Aber nicht nur die Strömungserscheinungen, sondern auch die von den Pseudopodien vermittelten Lokomotionsvorgänge und die Nahrungsaufnahme lassen sich auf Grund der Jensenschen Ausführungen mechanisch verstehen, ohne daß hier auf Einzelheiten, die in den Originalen nachzusehen sind (Jensen **01** und **02**, p. 37—40) allzusehr eingegangen werden kann.

Während des Expansionsstadiums und während der maximalen Entfaltung besitzen die Pseudopodien die Fähigkeit, sich an festen Körpern auszubreiten, zumal auch an ihren Unterlagen zu adhärieren[2]), »demnach wird eine verhältnismäßig geringe Oberflächenspannung des Protoplasmas, welche eine Benetzung des festen Körpers durch das letztere zuläßt, zugleich auch der Anlaß zur Festheftung an demselben [und zur eventuellen Umfließung desselben Rh.] sein, während eine Vergrößerung der Oberflächenspannung, Benetzung und Ausbreitung aufhebt« (loc. cit. **01**, p. 377 ff. und **02**, p. 36). Wenn das im Expansionszustand adhäsionsfähig gewordene Plasma in genügender Menge vorhanden ist, wird es den berührten Fremdkörper nach dem von mir früher formulierten und physikalisch begründeten Importgesetz[3]) vollständig umfließen; ist es nur in geringerer Menge vorhanden, so wird es dem Fremdkörper bloß anhaften. Erfolgt

[1]) Dieser Annahme setzt allerdings das Vorkommen solcher Kolloide, deren Oberflächenspannung mit der Kondensation sinkt (Wo. Ostwald **08**, p. 870, 871 und **09**, p. 213; Rhumbler **10**, p. 200) Schwierigkeiten entgegen, die vielleicht dadurch beseitigt werden können, daß bei der Kondensation der betreffenden Stoffe (vor ihrer Gelatinierung) die Entstehung größerer Molekularverbände anzunehmen ist. Rh.

[2]) Sie verlieren diese Fähigkeit bei starker Kontraktion und bei der Nekrobiose (Verworn **92**).

[3]) Dieses Importgesetz lautet: Fremdkörper werden von einem flüssigen Rhizopodenkörper dann aufgenommen (= importiert), wenn die Oberflächenstelle des Rhizopoden, mit welcher der Fremdkörper in Berührung gekommen ist, zur Zeit der Berührung eine größere Adhäsion zu dem Fremdkörper besitzt, als das umgebende Wasser zu demselben Fremdkörper. (Rhumbler **99**, p. 592.) Dieses Gesetz gilt auch für anorganismische Flüssigkeiten in gleicher Weise.

nun nach dem Umfließen oder Anhaften an dem Fremdkörper eine absteigende Änderung im Pseudopodienstrang, so wird der importierte Nahrungskörper nach dem zentralen Weichkörper transportiert, oder das ganze Tier wird nach dem eventuell festliegenden adhärierenden Fremdkörper hingezogen, weil die absteigende Plasmaänderung, wie oben gezeigt wurde, eine Einziehung der Pseudopodien veranlaßt.

Bei der Abgabe unbrauchbarer Stoffe von seiten des Weichkörpers bzw. des Pseudopodiennetzwerkes kommt das von mir formulierte Exportgesetz zur Geltung (Rhumbler **99**, p. 592, 593). Es heißt: Ein Export eines Körpers bzw. eine Defäkation desselben tritt, wenn der Fremdkörper aus dem Inneren des Rhizopodenkörpers an dessen Oberfläche verschoben wird, unter der Bedingung ein, daß er zur Zeit seiner Berührung mit der Oberfläche eine geringere Adhäsion zu dem Plasma der Kontaktstelle besitzt als zu dem umgebenden Wasser.

Um das Wechselspiel der Import- und Exportbedingungen in ihrer Beziehung und Wertigkeit zum Weichkörper näher zu erläutern, werde an folgendes einfaches Experiment erinnert (Rhumbler **98**, p. 250).

Bringt man ein überschellacktes Glasfädchen mit einem in Wasser liegenden Chloroformtropfen in Berührung, so wird es von dem Chloroformtropfen importiert. Das Chloroform löst dann aber allmählich die Schellackrinde ab, und nun wird, da der entrindete Glasfaden eine größere Adhäsion zum umgebenden Wasser hat, der Glasfaden wie eine Fäkalie nach außen ins Wasser abgeworfen.

In analoger Weise nimmt ein Rhizopode eine Diatomee auf, um nach Lösung des Weichkörpers der Diatomee den Panzer derselben nach außen zu werfen. In beiden Fällen ist die Einfuhr an die Anwesenheit, die Ausfuhr an die Abwesenheit der löslichen Substanz geknüpft. Die Löslichkeit der Substanzen des Fremdkörpers bedingt nämlich mit physikalischer Notwendigkeit eine, den Import ermöglichende, große Adhäsion zwischen löslichen Substanzen und Amöbenplasma, denn die physikalische Bedingung für Löslichkeit heißt: Adhäsion größer als Kohäsion: die Entfernung der löslichen Substanzen durch Verdauung hebt diese Adhäsion auf. und der Körper kann nun mehr aus dem Weichkörper entfernt werden, sofern er die zum Export notwendige Adhäsion zum umgebenden Wasser besitzt. In gleicher Weise bedingen chemische Wechselwirkungen gleichfalls eine notwendig große Adhäsion zwischen den in Wechselbeziehungen stehenden Substanzen; so erklärt es sich, daß organische Bestandteile des Rhizopoden, Kern und andere notwendige Einlagerungen und etwa vorhandene, in chemischer Wechselwirkung zu den Amöben stehende kommensalistische Algen nicht aus dem Rhizopodenkörper entfernt werden; eine Eigentümlichkeit, auf die Pfeffer (**90**, p. 175) zuerst als der Erklärung bedürftig hingewiesen hat [1]).

Die gesamten Arbeiten des Pseudopodienspieles lassen sich also als der Ausdruck der durch den Stoffwechsel bedingten Änderungen der Capillaritätskonstanten der agierenden, in Kohärenz stehenden, zähflüssigen

[1]) Zu dem Kapitel Nahrungsaufnahme vgl. auch die zusammenfassende Darstellung von Gurwitsch **04**, p. 104 bis 113; und Verworn **09**, p. 643—649; über gelegentliche Aufnahme unbrauchbarer Stoffe Gehäusesteinchen usw. Rhumbler **98**, p. 199—256.

Plasmateile darstellen. Im Gegensatz zu der Ausbildungsmechanik der Schale gibt sich bei dem Pseudopodienspiel aber eine augenfällige Selbständigkeit der einzelnen kohärierenden Plasmateile zu erkennen: eine Selbständigkeit, die durch eine weitgehende Variationsamplitude den von den Pseudopodien besorgten Vorgängen den Stempel einer großen Willkürlichkeit aufdrückt. In diesem Willkürlichkeitsspiel werden auch diejenigen Momente enthalten sein, die man als mehr oder weniger primitive Vorstufen höherer psychischer Leistungen anzusehen haben wird. Bei der Schalenbildung dagegen scheint der ganze Stoffwechsel in einheitliche Bahnen hineingedrängt, dadurch fehlt bei ihm der Eindruck jeder Wüllkürlichkeit und jede Berechtigung zur Annahme des Eingreifens psychischer Faktoren (cf. p. 6, 7).

Die Kerne und die Chromidien[1]).

Die Untersuchungen Listers (**94**), Schaudinns (**95**b und **03** p. 550—553) und Winters (**07**) haben sichergestellt, daß die Kernverhältnisse der von ihnen bearbeiteten dimorphen. d. h. Generationswechsel zeigenden, Foraminiferen bei den makrosphärischen Individuen andere sind als bei den mikrosphärischen derselben Spezies, und es kann keinem Zweifel unterliegen, daß diese Verhältnisse auch bei anderen, noch nicht untersuchten Arten eine weite Verbreitung besitzen, mehr wie zweifelhaft bleibt aber (cf. p. 287) immer noch, ob die weite Verbreitung derartiger Kernverhältnisse eine allgemeine ist, denn es darf nicht vergessen werden, daß unsere diesbezüglichen Kenntnisse sich doch nur auf eine ganz verschwindend geringe Anzahl genauer untersuchter Objekte beschränken, so daß noch manche Modifikationen der Vorgänge, wenn auch vielleicht weniger prinzipieller als doch gradueller Art, zu erwarten sein mögen.

Die Makrosphärischen sind bei den untersuchten Formen durch den Besitz eines, durch seine verhältnismäßig stattliche Größe ausgezeichneten, schon längere Zeit bekannten, Makronukleus oder Prinzipalkerns (Taf. XXXIX Fig. 25, Nucl.) ausgezeichnet, neben dem

[1]) Literatur über Foraminiferenkerne (cf. Bütschli **80** p. 111, 112; Lister **95** p. 411—413 und Winter **07** p. 81). — Literaturangaben über Myxothecinen und Allogromiinen wird man aus meiner Zusammenstellung der *Reticulosa* (Rhumbler **03** p. 196—215) entnehmen können; außerdem werde besonders auf Penard **03** (p. 554—570 mit Fig.) aufmerksam gemacht. An einzelnen Formen sind hervorzuheben: *Shepheardella* Siddall (**80** p. 131); *Myxotheca* Schaudinn (**93** p. 25—28; f. 3—7); *Saccammina* Rhumbler (**94**a p. 512—550) und Lücke (**10** p. 33 bis 43); *Haliphysema* Lankester (**79** p. 476); *Rhynchogromia. Rhynchosaccus, Dactylosaccus. Ophiotuba. Dendrotuba* Rhumbler (**94**a p. 593, 599, 603, 605, 606, 609): *Dendrophrya* Moebius (**88** p. 13): *Ammodiscus* Schaudinn (**94** p. 162); *Spirillina* Bütschli (**86** p. 84); *Patellina* Schaudinn (**95**a p. 183, 185): *Calcituba* Schaudinn (**95** p. 221—229); *Spiroloculina* R. Hertwig (**76** p. 46): *Quinqueloculina* (= *Miliolina*) F. E. Schulze (**75** p. 136) und Schaudinn (**94** p. 162); *Peneroplis* Bütschli (**86** p. 80) und Winter (**07** p. 82—103): *Orbitolites* Bütschli (**86** p. 80—82) und Lister (**95** p. 431—436); *Textularia* Bütschli (**86** p. 83, t. 6 f. 13) und R. Hertwig (**76** p. 50); *Lagena* M. Schultze (**54** p. 56), F. E. Schulze (**76** p. 14), Gruber (**84** p. 501) und Bütschli (**86** p. 83); *Truncatulina* Lister (**95** p. 436); *Discorbina* Bütschli (**86** p. 86) und Schaudinn (**94** p. 162; **95**a, p. 188); *Rotalia* R. Hertwig (**76** p. 49) und Lister (**95** p. 436); *Calcarina* Bütschli (**86** p. 85) und Lister (**95** p. 85): *Cycloclypeus* Lister (**95** p. 437): *Amphistegina* Bütschli (**86** p. 86); *Globigerina* R. Hertwig (**77** p. 345); *Polystomella* F. E. Schulze (**76** p. 18), Verworn (**88** p. 462), Hofer (**90** p. 149). Schaudinn (**94** p. 162), Lister (**95** p. 414—431) und Schaudinn (**95**b p. 90—96; **03** p. 550—553).

sich aber noch im Weichkörper extranukleäre Chromatinmassen befinden, für deren Gesamtheit R. Hertwig (**02** p. 4) in entsprechenden anderen Fällen den Ausdruck »Chromidium« eingeführt hat (Taf. XXXIX Fig. 25 Chr.). Die mikrosphärischen Individuen der gleichen Spezies besitzen dagegen einen derartigen Prinzipalkern nicht, sondern zeigen ihre gesamte Kernmasse auf erheblich kleinere, aber zahlreiche, oft recht unregelmäßig gestaltete Stränge und Brocken verteilt (Taf. XXXIX, Fig. 26), von denen sich keine durch besondere Größe von den anderen gesetzmäßig unterscheiden und die im Nachstehenden, da sie stets in der Mehrzahl auftreten, als Pluralnuklei bezeichnet werden sollen.

Daß diese Verhältnisse, d. h. also einerseits Prinzipalkern und Chromidien bei den Makrosphärischen und andererseits Pluralnuklei bei den Mikrosphärischen, keine ganz allgemeinen sein werden, darf wohl schon aus dem Umstande geschlossen werden, daß Schaudinn (**93**) in seiner *Myxotheca*-Arbeit keinerlei Gebilde beschreibt oder abbildet, die neben dem deutlichen Kern als extranukleäre Chromidien angesprochen werden könnten. Zwar stammt die Schaudinnsche Arbeit aus vorchromidialer Forschungszeit. Die von diesem Protozoenklassiker gegebenen Abbildungen (loc. cit. t. 2 f. 3, 4, 7) zeigen aber klar, daß das mit Pikrokarmin äußerst gleichmäßig rotgefärbte Zellplasma kaum größere Chromidien beherbergt haben kann; die Chromidien müßten hier zum mindesten also als ungewöhnlich klein und unauffällig oder sonstiger Chromidialnatur entgegen als äußerst schwer färbbar angenommen werden. Das gleiche gilt aber auch meiner Erfahrung nach für manche andere Formen. Die von mir[1]) (Rhumbler **94**a) sehr eingehend untersuchte und ganz neuerdings von Lücke (**10**) nachgeprüfte *Saccammina* zeigt die Hauptzeit ihres Lebens hindurch einen einzigen mehr oder weniger großen bis sehr stattlichen Kern ohne Chromidien; *Vanhoeffenella gaussi* Rhumbl., die mit ihren beiderseitigen Glasfenstern (cf. p. 216 Textfig. LVII) ein geradezu ideales Untersuchungsobjekt ohne störende Nahrungskörpereinlagerungen[2]) für Weichkörper und Kernkonstitution darstellt, verhält sich ganz ebenso. Sie entwickelt zwar Schwärmsporen, die viele der mir zur Untersuchung vorliegenden Exemplare vollständig erfüllen, sie zeigt also fraglos Generationenwechsel, trotzdem aber findet man in den kleineren jugendlichen Tieren auch in der schwärmererzeugenden Generation keine extranukleäre Chromidien; letztere sind vielmehr erst später als unverkennbare Einleitung zur Schwärmerbildung in dem Weichkörper leicht nachweisbar; und ganz entsprechende Verhältnisse scheinen auch für die pelagisch lebenden Globigerinen und Pulvinulinen zu gelten, bei denen sich nur selten extranukleäre Chromidien, immer aber ein großer deutlicher Kern[3]) nachweisen lassen.

---

[1]) Ich darf hierbei vielleicht erwähnen, daß ich schon in den Jahren **1895** (a, p. 59, 78) und **1898** (a, p. 37) extranukleär gelagerte, stark färbbare Gebilde bei Süßwassertestaceen als möglicherweise zu den Kernsubstanzen in näherer Beziehung stehend vermutet habe, so daß ich also sehr wohl auch in vorchromidialen Zeiten Chromidialstrukturen zu finden wußte, wenn sie vorhanden waren.

[2]) Sie scheint ganz von Diatomeen zu leben, und diese entziehen sich durch ihren Kieselpanzer bis zu ihrer vollständigen Ausdauung jeder Verwechslung mit chromatischen Bestandteilen.

[3]) In ähnlicher Weise stellte Schaudinn (**95**a p. 183) für *Patellina* fest, daß sie während des größten Teils ihres Lebens einkernig ist und daß die schließliche Kernvermehrung gewöhnlich erst kurz vor der Fortpflanzung eintritt.

Es scheint annehmbar, daß in den genannten Fällen die Chromidialsubstanzen bis zu ihrer schließlichen Verwendung bei der Schwärmsporenbildung in dem Kern selbst geborgen bleiben, so daß diese Kerne während längerer Zeit hindurch gleichzeitig die Substanzen der Prinzipalkerne und die Chromidien umschließen und in diesem Zustande als Totalnuklei oder Amphinuklei[1]) oder Vollkerne bezeichnet werden können.

Um die noch nicht zur Übereinstimmung gebrachten verschiedenen Verhältnisse der größeren Kerngebilde in ihrer Verschiedenheit zu signieren, bezeichne ich im folgenden:

als Nuklei schlechthin diejenigen Kerngebilde, die nach den bisher vorliegenden Untersuchungen keine extranukleären Chromidialsubstanzen im Zelleib neben sich haben erkennen lassen;

als Totalnuklei[2]) oder Vollkerne solche, die sich auf einem Stadium befinden, das die Chromidien noch enthält, welche dann aber nach vorliegenden Beobachtungen später noch austreten;

als Makronuklei diejenigen, neben denen das Vorkommen von extranukleären Chromidien sicher erwiesen ist;

und schließlich als Prinzipalnuklei diejenigen Makronuklei, von denen durch Beobachtung festgestellt ist, daß sie aus der Verschmelzung einer Anzahl chromatischer Kleingebilde zustande gekommen sind, in der Weise, wie es Schaudinn (**95** b p. 95 und **03** p. 553) zuerst für *Polystomella* beschrieben und Winter (**07** p. 84) dann für *Peneroplis* bestätigt hat.

All diese Kerngebilde, die durch ihre relative Größe, durch ihre Einzelzahl und durch eine mehr oder weniger übereinstimmende Baustruktur kenntlich sind, fasse ich als prävalente Nuklei zusammen.

Dabei scheint es nicht überflüssig zu betonen, daß diese Unterscheidungen möglicherweise einer morphologischen Grundlage entbehren und daß sie nur den augenblicklichen Stand unserer Kenntnisse als Prägung tragen sollen, denn es ergibt sich ohne weiteres, daß ein Nucleus oder ein Totalnucleus dieser Nomenklatur zu einem »Makronucleus« umgetauft werden muß, wenn sich durch nachkommende Arbeiten Chromidien neben ihm im Zelleib nachweisen lassen, die bei seiner ersten Beschreibung übersehen worden sind, und daß er schließlich auch zum »Prinzipalkern« avancieren kann, wenn nachgewiesen wird, daß er in dem bestimmten Falle aus einer Verschmelzung von mehreren ursprünglich getrennten Chromatinpartien seine Entstehung genommen hat.

Im Gegensatz zu den genannten prävalenten Nuklei können die Pluralnuklei der Mikrosphärischen und die später (p. 289) zu charakterisierenden Nukleiten der Plasmodienbildungen als äquivalente Nuklei bezeichnet werden, da bei ihnen eine Prävalenz bezüglich der Größe eines bestimmten Kernteils sowie eine Funktionenverschiedenheit der einzelnen Kerngebilde nicht vorkommt, sondern alle Kernformationen bei nicht sehr weit und namentlich nicht kategoriell auseinandergehenden Größenverhältnissen gleiche Funktion zu haben scheinen.

---

[1]) R. Goldschmidt (**04** p. 83) gebraucht für diejenigen Fälle, in denen somatische und propagatorische Kernanteile in einem Kern kombiniert vorkommen, den Ausdruck »Amphinukleus«. Bei dieser Bezeichnungsweise ist aber im Auge zu halten, daß die später erwähnte Amphinukleolarsubstanz oder Amphisubstanz nicht etwa ein bezeichnender Alleinbesitz solcher Amphinuklei ist.

[2]) Im Gegensatz hierzu könnten die Makronuklei und Prinzipalnuklei als Partialnuklei zusammengefaßt werden, da sie die Chromatinsubstanzen nur zum Teil umschließen, während der andere Teil in den extranukleären Chromidien untergebracht ist.

1. Die größeren Kerngebilde oder prävalenten Nuklei (= Nuklei, Totalnuklei, Makronuklei und Prinzipalnuklei).

Die **Lagerung** der in der Überschrift zusammengefaßten größeren Kerngebilde ist im ganzen keine engbestimmte, doch lassen sich aus den seitherigen Beobachtungen einige Regeln ableiten, von denen aber Ausnahmen nicht gerade selten sind.

Bei monothalamen Foraminiferen kann der Kern irgendwo im Plasma liegen, bald ganz peripher, bald mehr zentral (cf. Penard **02** p. 557 f. 1; p. 559 f. 1; p. 562 f. 1; p. 569 f. 1, 3), und wenn er auch bei einzelnen Formen, z. B. bei *Saccammina* (Rhumbler **94**a p. 512 und Lücke **10** p. 33), sich in deutlich ersichtlicher Weise an die peripheren Weichkörperpartien hält, so kommt doch, soweit man weiß, eine fixierte dauernde Bergung des Kerns im hinteren Fundusteil der Schale, wie sie bei lobosen Süßwassertestaceen so gesetzmäßig auftritt, bei Foraminiferen nicht vor. Ein derartiges Verweilen im Fundusteil ist wohl schon durch die wahrscheinlich allwärtige Verbreitung einer (wenigstens temporären) Plasmaströmung, die den Kern mit dem übrigen Plasmainhalt verlagert, unmöglich gemacht (cf. Siddall **80** und Penard **02** p. 558, 563, 569).

Bei polythalamen Formen macht sich im allgemeinen das Streben geltend, den prävalenten Kern ungefähr in die Mitte der gesamten Plasmamasse einzustellen, so fand Lister den Makronukleus bei zyklisch wachsenden Foraminiferen meist in der zentral zu den übrigen Kammerringen gelegenen Embryonalkammer, oder wenigstens dicht bei derselben, also annähernd im Zentrum der gesamten Schale, das hier durch die Mündungspassagen auch Zentrum des Weichkörpers bleibt (J. J. Lister **95** p. 434 für *Orbitolites*; p. 438 für *Cycloclypeus*). Für *Patellina* erwähnt schon Schaudinn (**95** p. 183), daß der Kern während seines Ruhestadiums stets in der Embryonalkammer liegt (Taf. VII Fig. 11, 13, 14)[1]).

Bei anderen polythalamen Formen, bei denen keine direkte Verbindung zwischen Embryonalkammer und den Kammern späterer Umgänge existiert, wird der Kern mit dem Schalenwachstum in der Regel so verlagert, daß er von den Erstlingskammern aus mit dem zunehmenden Wachstum nach einer Kammer verschoben wird, die ihrer Ordnungsnummer ungefähr in der Mitte zwischen der Embryonalkammer und der Endkammer liegt; so fand beispielsweise M. Schultze (**54** p. 18) den Kern von *Polystomella striatopunctata* in einer Kammer, die ihrer Ordnungszahl nach zum mittleren Drittel der Gesamtzahl der Kammern gehörte. Dieses Verhältnis wird meiner Erfahrung nach bei Schalen mit geringer Größenprogression der Kammerdurchmesser öfter angetroffen.

Es steht mit dieser Regel (Regel des Anstrebens einer Zentralstellung des prävalenten Kerns im Gesamtplasma) erstem Anschein entgegen auch das Vorkommen einer Aufstellung

[1]) Diese Lage scheint hier doppelt geboten, da bei dem Genus *Patellina* sich von der Embryonalkammer aus sekundäre Röhren in den Hohlkegel hinein erstrecken, der von der primären, gekammerten Röhre als Mantel dieses Hohlkegels geschaffen wird; durch die Lagerung des Kerns in der Embryonalkammer werden sowohl die Plasmateile der gekammerten Kegelmantelröhre als auch diejenigen der im Innern des Kegels sich ausbreitenden Sekundärröhren den Einflüssen der Kernarbeit in gleicher Weise unterstellt.

des Nukleus in einer der Endkammern[1]) bei solchen Formen in gutem Einklang, die sich, wie die Globigerinen (Taf. XXXIII Fig. 2, 13, 14, 16, 23) und die Orbulinen, durch eine sehr rasch ansteigende Größenprogression ihrer Kammern auszeichnen, denn hier überwiegt das Plasmaquantum in den Endkammern dermaßen, daß der Kern notwendig dem Wachstumsende der Schale näherrücken muß, wenn er sich in die ungefähre Mitte des Gesamtplasmas einstellen soll; er rückt hiermit oft auch zugleich in die Nähe der prospektiven Ansatzfläche der künftigen Neukammer, so daß etwa von ihm zur Kammerneubildung gelieferte Stoffe und Beeinflussungen ihren Bestimmungsort am raschsten und sichersten erreichen können (cf. Rhumbler **02** p. 288). Jedoch sind hier schon nicht gerade selten unmotivierbare Ausnahmen von der genannten Regel zu konstatieren (Taf. XXIX Fig. 17; Taf. XXXII Fig. 10; Taf. XXXVI Fig. 19), so daß die Regel auf nicht allzustarken Füßen steht. Sie gerät noch mehr zum Schwanken, wenn in zahlreichen anderen Fällen der Kern in einer Kammer liegend angetroffen wird, die sogar ihrer Ordnungsnummer nach dem Embryonalende der Schale wesentlich näher liegt als dem Wachstumsende, obgleich letzteres zuweilen in steiler Kammerprogression stark vorherrschende Plasmaquanta beherbergt.

Ein Beispiel hierfür bietet *Peneroplis* (Winter **07** p. 28, 84), bei der der Prinzipalkern in den frühsten Kammern liegen bleibt. Man findet ihn in der 4.—7. Kammer, während sich die Gesamtzahl der Kammern eines makrosphärischen *Peneroplis* auf 30 und mehr belaufen kann, also der Prinzipalkern zum mindesten in der Nähe der 15. Kammer zu erwarten wäre, wenn die angegebene Regel auch für ihn Geltung hätte. Noch extravaganter in dieser Hinsicht erscheint das Textfig. LXXIVa abgebildete Exemplar von *Truncatulina lobatula*, es hat in einer, auch für die Spezies ungewöhnlichen, Weise seinen Kern in der Embryonalkammer liegen lassen, obgleich hier nicht, wie bei den zyklischen Schalen oder bei *Patellina*, breitere Plasmawege von der Embryonalkammer aus direkt in die Kammern der anschließenden Spiralumgänge hinüberführen; der betreffende Kern scheint zunächst in betreff seiner Einstellung ganz aus der Rolle gefallen. Daß aber auch einzelne andere Formen (gesetzmäßig für die Spezies oder doch vorwiegend) größere Kerngebilde vorübergehend oder dauernd in der Embryonalkammer festzuhalten streben, wird durch die Abbildungen Taf. IV Fig. 9, 11—13; Taf. X Fig. 1, 2; Taf. XXVI Fig. 18 gezeigt. Eine für alle Fälle geltende Regel für die Kernstellung läßt sich demnach zurzeit nicht geben.

Die **Gestalt** der prävalenten Nuklei ist sehr wechselnd und in augenfälligster Weise von den Bedingungen ihrer unmittelbaren plasmatischen Umgebung oder mit ihnen zur Berührung gebrachter Schalenwandteile abhängig. Kuglig bis ellipsoid erscheinen die Kerne in der Regel dann, wenn ihnen größere Räume zur Verfügung stehen, in denen sie ungehindert sich selbst überlassen sind; vor allem z. B. bei monothalamen Formen[2]), wo sie uneingeengt von Kammerscheidewänden in dem einheitlichen Wohnraum Platz für eigenmächtige Gestaltung finden, aber

[1]) = Kammern des letzten Schalenumganges.

[2]) So zeigen alle Myxothecinen, Allogromiinen (Schaudinn **93** t. 2 f. 1, 3—7; Penard **02** p. 554—570; Rhumbler **03** f. 11, 12, 15, 17, 23, 25, 26, 31, 32, 35), Saccamminen, Lageninen (Taf. XXI Fig. 31. 33; Taf. XXII Fig. 18), soweit die vorliegenden Erfahrungen reichen, rundliche Kerne.

auch in größeren Kammern polythalamer Formen[1]) findet man die Kerne meist in rundlicher Form, sofern sie nicht durch Wandnähe oder durch Strömungen im Plasma in andere Formen hineingezwängt worden sind. Wir dürfen hieraus den Schluß ziehen: sich selbst überlassene Kerne streben nach einer kugligen Abformung ihrer Oberfläche[2]); ihre Oberfläche ist kontraktiv gespannt (unbezweifelbar durch die Oberflächenspannung der zähflüssigen Kernsubstanz bzw. durch die elastische Spannung der eventuell vorhandenen Kernmembran).

Diesem Streben nach Abkugelung setzen aber die plasmatischen Strömungserscheinungen ein Hindernis entgegen. Man muß nämlich bedenken, daß das Zellplasma, trotzdem es als Flüssigkeit kein Gerüst von irgendwelcher Festigkeit im Innern birgt, doch keine einheitliche Flüssigkeit, sondern ein mehr oder weniger zähflüssiges, schaumwabiges, kompliziertes Gemisch von flüssigen Substanzen darstellt, daß infolge der Minimalflächenspannung seiner Schaumwände notwendig, wie ich andernorts (Rhumbler **02**a p. 356) gezeigt habe, plastische Eigenschaften entfaltet, die einer einheitlichen Flüssigkeit absolut abgehen. Der Kern schwimmt also in der Plasmaströmung nicht wie in einer einheitlichen Flüssigkeit[3]), in der er seinem Abkugelungsstreben ungehindert nachkommen könnte, sondern er wird von dem in Bewegung begriffenen Zellschaum, wie innerhalb einer plastischen Masse (ganz wie Quecksilbertröpfchen in einem Modellierton, den man hin und her knetet, etwa) gepreßt und gezogen, und ändert somit seine Gestalt mit dem Strömungsverlauf[4]); so erscheint der Kern zuweilen selbst in solchen Kammern wurstförmig in die Länge gezogen und im Sinne einer wahrscheinlichen Strömung irgendwie gebogen (Textfig. LXXIII, LXXIV), in denen

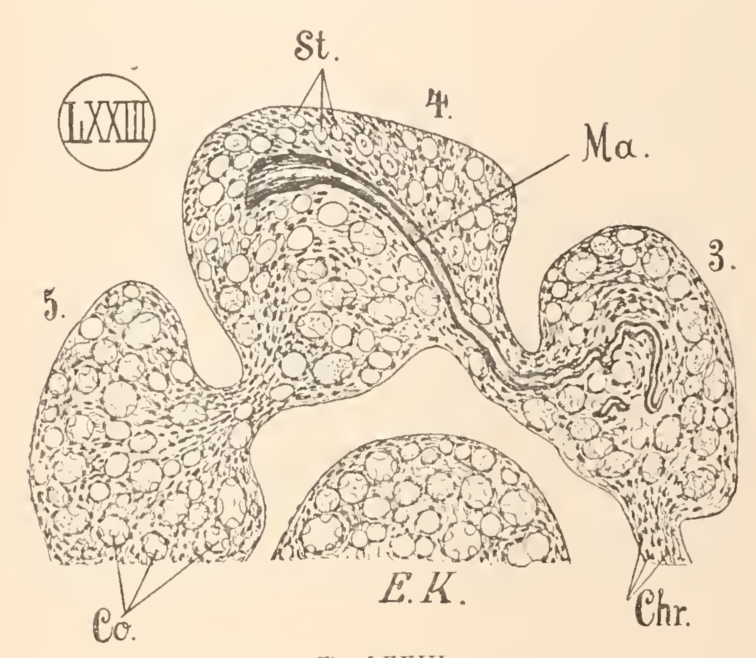


Fig. LXXIII.
Schnittpräparat durch die Embryonalkammer *(EK)* und Kammer 3—5 des makrosphärischen *Peneroplis*; *Ma* = Makronukleus; *Chr* = Chromidien; *Co* = Commensalen; *St* = aus den Commensalen stammende, aber nicht angedaute Stärkekörner; Vergr.: Zeiß Apochrom. 1mm. 2 mm Comp. 6 c. 6 (nach Winter **07** t. 2 f. 12).

[1]) Z. B. Taf. XXVII Fig. 5; Taf. XXXII Fig. 10; Taf. XXXIII Fig. 2, 14, 16, 23; Taf. XXVI Fig. 14, 16; vgl. auch die Abbildungen bei: Bütschli **86** t. 6 f. 4, 5, 9, 12, 13a; J. J. Lister **95** p. 421 t. 6 f. 7; t. 8 f. 32a; t. 9 f. 52; Schaudinn **95** t. 15 f. 36; Schaudinn **95**a p. 185 Textfig. und p. 189; Winter **07** p. 84 t. 2 f. 16.

[2]) Das Abkugelungsstreben ist wahrscheinlicherweise auf bestimmten Stadien größer als auf anderen (cf. Winter **07** p. 81—101); mit wechselndem Chemismus während der Kernarbeit verschiedener Stadien wird auch aus rein physikalischen Gründen notwendig der Betrag der Spannung in der kolloidalen Kernoberfläche variieren müssen.

[3]) Nur bei *Myxotheca* (Schaudinn **93** p. 24) liegt der Kern innerhalb einer Flüssigkeitsvakuole und muß hierdurch, wie das Herz im Herzbeutel oder wie ein Wirbeltierembryo im Amnionsack, vor Druckinsulten seiner Umgebung geschützt sein.

[4]) Vgl. auch Winter **07** p. 85.

er sonst Platz zur Abrundung gehabt hätte, oder er erscheint dem Verlauf der Kammerwände mehr oder weniger entsprechend abgeplattet, ohne daß er die Wände selbst berührt, weil ihn der plastische Widerstand des Plasmas an der Wand schon erreicht hat, ehe er selbst noch in Berührung mit dieser kam (Textfig. LXXIV b).

Viel stärker aber werden derartige Deformierungen, wenn der Kern von Kammer zu Kammer transportiert wird und er dabei die schmalen Passagen der Kammermündungen zu durchwandern hat. Hierbei wird die durchströmende Plasmamasse so bedrängt, daß sie den Kern mit ihrem plastischen Widerstand zu langen Würsten umpreßt, die mehrere Kammern durchziehen können (cf. p. 13); diese Wurstformen zeigen mitunter an manchen Stellen, wo

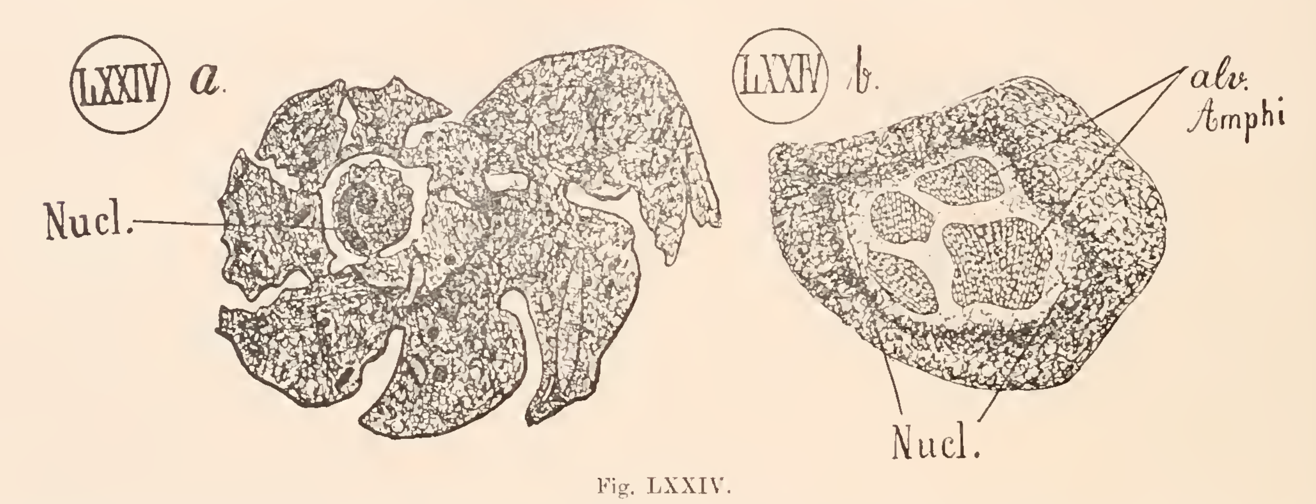


Fig. LXXIV.

Truncatulina lobatula (W. et J.) *a* mit gewundenem Kern (*Nucl.*) in der Embryonalkammer; die übrigen in der Zeichnung schwarz gehaltenen Körperchen sind aufgenommene Kohlenpartikelchen; Größe der Makrosphäre = 30 μ; Vergr.: 400 : 1. — b = Siebente Kammer mit Kern (*Nucl.*), der im Innern die alveolären Amphisubstanzplaken (*alv. Amph.*) zeigt; Makrosphäre des betreffenden Exemplars = 36 μ; Vergr.: 575 : 1.

sie von konträren Strömungen gedrückt worden sind, schlangenförmige Windungen, von denen einzelne sogar sich gelegentlich zu ösenartigen Bildungen mit ihren Windungsschenkeln aneinanderlegen. Besonders vielgestaltig sind derartige Wurstformen meiner Erfahrung nach bei *Truncatulina lobatula* (W. et Jak.), bei der außerdem noch sehr häufig der durch mehrere Kammern (Textfig. LXXV, 5—9) hindurchgezogene Kern knopfartige (Textfig. LXXVI *Kkn.*) Aufbauschungen in jeder Kammer, die er durchläuft, zeigen kann, eine Erscheinung, die sich aus dem Herabsinken des Pressungsdruckes erklärt, welche das plastisch fließende Plasma während seines Vormarsches im Bereich der größeren Kammerhohlräume erfährt und ausübt, im Gegensatz zu der viel größeren Pressung in den Engpassagen der Kammermündungen. Die wechselnden Drucklagen, denen der Kern während seines Transportes hiernach ausgesetzt ist, führt sogar zu gelegentlichen Zerreißungen des Kerns in mehrere Stücke[1]), so daß dann mehrere Makronuklei in demselben Exemplar angetroffen werden, ohne daß aber hierdurch der makronukleusartige Habitus der Kernteilstücke eine wesentliche Veränderung erleidet.

[1]) Solche Zertrennungen des Makronukleus in mehrere Kerne während des Transportes sind auch von Schaudinn (**95** b p. 95, 96) für *Polystomella* und von Winter (**07** p. 85) für *Peneroplis* beschrieben worden.

In betreff der **Größe** der Nuklei kann soviel gesagt werden, daß dieselbe in einigen Fällen mit der Größe des Weichkörpers bzw. mit der Anzahl der Kammern zunimmt; so gibt Lister **95** p. 423 eine graphische Darstellung von Kammerzahl und Kerngröße der *Polystomella crispa* (L.), welche deutlich ein annähernd proportionales Verhältnis beider Momente hervortreten läßt[1]); auch Schaudinn (**93** p. 26) hatte bei *Myxotheca arenilega* Schaud. gefunden, daß die Kerngröße im Verhältnis zur Größe des ganzen Tieres zu stehen scheint, ohne daß jedoch Ausnahmen ausgeschlossen waren. Winter (**07** p. 84) traf bei *Peneroplis* ein starkes Wachstum des Prinzipalkernes nach seiner Entstehung. Bei der von mir eingehend untersuchten *Saccammina sphaerica* M. Sars nimmt der Kerndurchmesser ganz erheblich mit dem

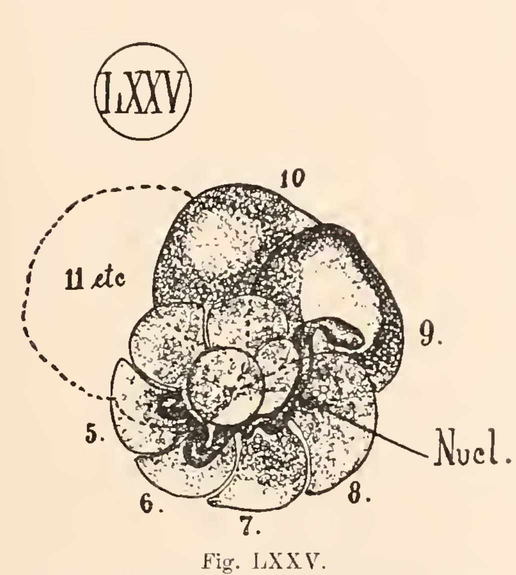


Fig. LXXV.

Zentraler Weichkörperteil von *Truncatulina lobatula*; Kern *(Nucl.)* erstreckt sich durch die Kammern 5—9; Makrosphäre = 42 μ; Vergr.: 220 : 1.

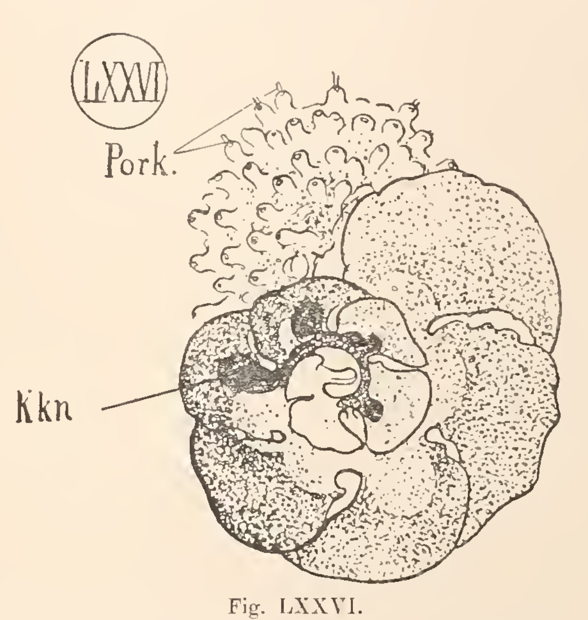


Fig. LXXVI.

Desgl. Schnitt durch den zentralen Weichkörper; der Kern hat sich in den Kammerhohlräumen zu Kernknöpfen *(Kkn)* aufgebläht; *Pork* = Porenkanäle; Vergr.: 277 : 1.

Weichkörperwachstum zu; während der Kern jugendlicher Saccamminen seinem Volumen nach nur $^1/_{768}$ des übrigen Weichkörpers betragen konnte, erreichte er bei ausgewachsenen, fortpflanzungsfähigen Exemplaren bis zu $^1/_{22}$ der übrigen Weichkörpermasse (Rhumbler **94**a p. 513, 514); der Kern entfaltet also ein verhältnismäßig weit stärkeres Wachstum mit dem Älterwerden der Individuen als der Weichkörper[2]). Ich vermute, daß diese starke Prävalenz des Kernwachstums dem für *Polystomella* konstatierten, proportionalen Verhältnis von Kern- und Weichkörperwachstum gegenüber darauf beruht, daß der *Saccammina*-Kern lange Zeit hindurch die gesamte Chromidialmasse umschließt, die in ihm mitwächst (während sie bei *Polystomella* schon von Anbeginn an extranukleär im Weichkörper gelagert ist und darum mit ihrem Wachstum für die Kernvergrößerung der *Polystomella* selbst in Wegfall kommt).

[1]) Eine zweite Kurve Listers (loc. cit.) zeigt, daß der Kerndurchmesser während des Hungerns zurückgeht.

[2]) Allerdings handelt es sich auch in diesem Falle um eine Regel, die bei meinen Messungen 14.3 % Ausnahmefälle zu erkennen gab.

Den genannten stehen andere Fälle gegenüber, in denen die Kerne mit dem Wachstum des Weichkörpers gar nicht oder doch wenigstens nicht in erkennbarem Grade an Durchmesser zunehmen; nach Listers Beobachtungen ist der Nukleus von *Orbitolites complanata* Lanck in älteren, vielringigen Exemplaren kaum größer als in jugendlichen mit nur wenigen Kammerringen[1]).

Die **Struktur** der prävalenten Nuklei zeigt in der Regel einen relativ einfachen Bau, der aber auf gewissen Stadien, z. B. zur Zeit der eventuellen Kernvermehrung, eine höhere Komplikation erreichen kann, ohne jedoch jemals, soweit man bis jetzt weiß, die verwickelten Bilder einer echten Karyokinese zu liefern[2]). Solche kommen vielmehr in typischer Form nur bei den extranukleären Chromidien vor.

Das Chromatin scheint nur in besonderen Fällen während und vor den Vermehrungsphasen als feinkörnige Rindensubstanz einem deutlich erkennbaren Liningerüst aufgelagert; in den weitaus meisten Fällen ist von einem solchen Liningerüst ebensowenig wie von eigentlichen scharf differenzierten Chromatinkörnchen irgend etwas zu sehen, auch Nukleolen fehlen meist oder kommen doch nur unter nicht näher bekannten Umständen zur Ausbildung; ebenso ist die Kernmembran nur in seltenen Fällen und auch dann oft nur vorübergehend (cf. z. B. Winter **07** p. 85) als wirklich häutige Membran ausgebildet, meist erscheint sie als eine gallertige Randschicht von wechselnder (an einzelnen Stellen oder auch ringsum manchmal nicht unerheblicher) Dicke oder sie fehlt ganz.

Die chromatische Substanz scheint in der weitaus größeren Überzahl der Fälle wenigstens während der sogenannten Kernruhe mit der, bekanntlich weniger färbbaren, Nukleolarsubstanz zu einer fast homogenen, in konserviertem Zustande glasig aussehenden, gallertigen, unzweifelhaft kolloidalen Substanz verbunden zu sein, bei der die Chromatinkomponente in verschiedenem Grade, dabei die verschiedengradige Färbbarkeit dieser kombinierten Substanz bestimmend, vertreten sein kann. Die kombinierte Substanz muß nach der gegenwärtig gebräuchlichen Nomenklatur mithin als Amphinukleolarsubstanz[3]) bezeichnet werden (cf. Doflein **09** p. 17), wobei allerdings bemerkt werden muß, daß die Deutungen der getrennt auftretenden sowohl als

[1]) Vielleicht ist die Vermutung gerechtfertigt, daß ein größeres Kerngebilde um so weniger wächst, je mehr Chromidien es im Weichkörper neben sich hat, und daß es umgekehrt bei sonst gleichen Umständen um so mehr an Größe zunimmt, je mehr der verschiedenwertigen Kernbestandteile es in sich eingeschlossen gehalten hat; doch fehlen in dieser Beziehung stützende Befunde.

[2]) Anklänge an eine solche kommen allerdings vor (cf. weiter unten Textfig. LXXXVIc).

[3]) Winter (**07** p. 86) bezeichnet diese Substanz als Chromatin + Plastin, versteht unter Plastin aber auch die Nukleolarsubstanz, wie aus einer Bemerkung (loc. cit. p. 92), wo Plastin = Nukleolarsubstanz gesetzt wird, hervorgeht. Dies kann zu Mißverständnissen führen, da Zacharias das Plastin des Zellkörpers nicht der Nukleolarsubstanz, sondern dem Linin des Kerns gleichgesetzt hat (cf. O. Hertwig **06** p. 33). Der oben vorgeschlagene Ausdruck Amphisubstanz empfiehlt sich wohl, weil er neutraler gefaßt ist und nur zum Ausdruck bringen soll, daß dieser Substanz außer dem Chromatin noch eine andere Kernsubstanz zugemengt erscheint, in der man zwar sehr wohl Nukleolarsubstanz vermuten darf, weil solche sonst in keinem Kern zu fehlen scheint (cf. O. Hertwig **06** p. 32), die aber keineswegs sichergestellt ist und vielleicht ebensogut der Liningruppe zugehören könnte. Auch ist bei allem nicht zu vergessen, daß die Annahme der Substanzvereinigung innerhalb der Amphisubstanz von stark morphologischem Standpunkt aus diktiert ist; weil wir die sonst üblichen Kernstoffbestandteile vermissen, halten wir sie in den vorliegenden Bestandteilen zu einer Masse verschmolzen, mit welchem Recht bleibt aber fraglich.

dieser kombinierten Substanzen allein auf vergleichend histologischem Boden stehen und eines die Deutung sichernden Rückhaltes durch chemische Reaktionen noch gänzlich entbehren.

Neben dieser Amphinukleolarsubstanz, die ich gekürzt als Amphisubstanz bezeichnen will[1]), tritt das sogenannte Kernenchylema (auch Kernsaft genannt) als eine kaum färbbare, sehr dichtwabige oder auch mehr oder weniger homogen, seltener granulär[2]) erscheinende, aber optisch viel weniger dichte Grundmasse des Kerns meistens in besonderer Massigkeit auf, so daß das Ruhestadium der Kerne im allgemeinen durch die Stichworte charakterisiert werden kann: Viel Kernenchylema mit eingelagerter, wie gleich gezeigt werden soll, verschiedenartig angeordneter, Amphisubstanz und peripherer, meist gallertiger, seltener häutiger, Kernmembranschicht.

Trotz dieser verhältnismäßig einfachen Struktur lassen sich doch jetzt schon einige **Typen für das Verhalten und die Ausgestaltung der Amphisubstanz in ruhenden prävalenten Nuklei** aufstellen, die, alles in allem genommen, als mehrphasige, grob disperse Systeme im Sinne der neueren Kolloidnomenklatur erscheinen.

Die Amphisubstanz kann nämlich ihrer kolloidalen Natur entsprechend entweder in suspensoider oder in emulsoider oder schließlich auch in alveolider Form auftreten; suspensoid erscheint sie dann, wenn sie in Form mehr oder weniger dichter »fester«, kugliger Körperchen im Kernsaft in dispers zerstreuter Lagerung suspendiert ist, emulsoid dann, wenn sie in zähflüssiger Form (so daß ihre Gestalt unter verschiedenen Drucken verschiedenartige, den Druckwirkungen konforme, Abweichungen von der Kugelform erkennen läßt) in dem Kernsaft eingebettet liegt, und alveolid schließlich dann, wenn sie mit dem Enchylema zusammen ein alveolares Schaumwerk oder Wabenwerk bildet, dessen Wände von der Amphinukleolarsubstanz, dessen Kammerräume von dem Kernenchylema dargestellt werden. Die Verschiedenheit der genannten Typen beruht im wesentlichen auf einem verschiedenen Erstarrungs- oder Flüssigkeitsgrad der dem Kernenchylema eingelagerten Amphisubstanz und auf einem verschiedenen Mengenverhältnis der Amphisubstanz und des Kernenchylemas. Da nun aber bei Kolloiden — im Gegensatz zu Kristalloiden — der Übergang von Flüssig zu Fest kein prinziepeller, sondern ein gradueller ist[3]), und da außerdem die Mengenverhältnisse zwischen den beiden Substanzen bei den verschiedenen Formen nicht immer die gleichen sind, so sind Übergänge zwischen den einzelnen Typen, sei es als verschiedene Entwicklungsstufen derselben Kerne oder als Übergangsstufen zwischen den Kernen verschiedener Spezies, durchaus nicht selten.

a) Der suspensoide Typus mit allwärts im Kernenchylema verteilten kugligen »festen« Körperchen aus Amphisubstanz — oder vielleicht irgendeiner Modifikation derselben — ist für *Saccammina sphaerica* am besten bekannt. Hier werden die Amphikügelchen, die ich mit

---

[1]) Schon deshalb, weil durch diesen Ausdruck die Entscheidung, ob Nukleolar- oder Lininsubstanz die neben dem Chromatin stehende Komponente darstellt, in suspenso gelassen wird (cf. vorausgehende Fußnote).

[2]) Die granuläre Beschaffenheit der Kerngrundmasse dürfte zum Teil auf feinkörnige Niederschläge während der Konservierung zurückzuführen sein (cf. O. Hertwig **06** p. 33); zum Teil beruht sie sicher aber auch auf einer Einlagerung kleiner Binnenkörperchen (Textfig. LXXXIII a).

[3]) Vgl. z. B. Wo. Ostwald **09** p. 114.

dem neutralen Namen »Binnenkörperchen« belegte, weil ihre morphologische Deutung nicht ganz zweifellos ist, in kaum verkennbarer Weise zuerst im flüssigen Zustand innerhalb des Kernsaftes zur Abscheidung gebracht und erstarren dann relativ rasch (Rhumbler **93** p. 329—346) zu festen öligglänzenden Körperchen, die nur eine äußerst geringe Affinität zu Kernfarbstoffen besitzen (Rhumbler **94**a p. 518), sich in Pikrinsäure dagegen stark gelb[1])

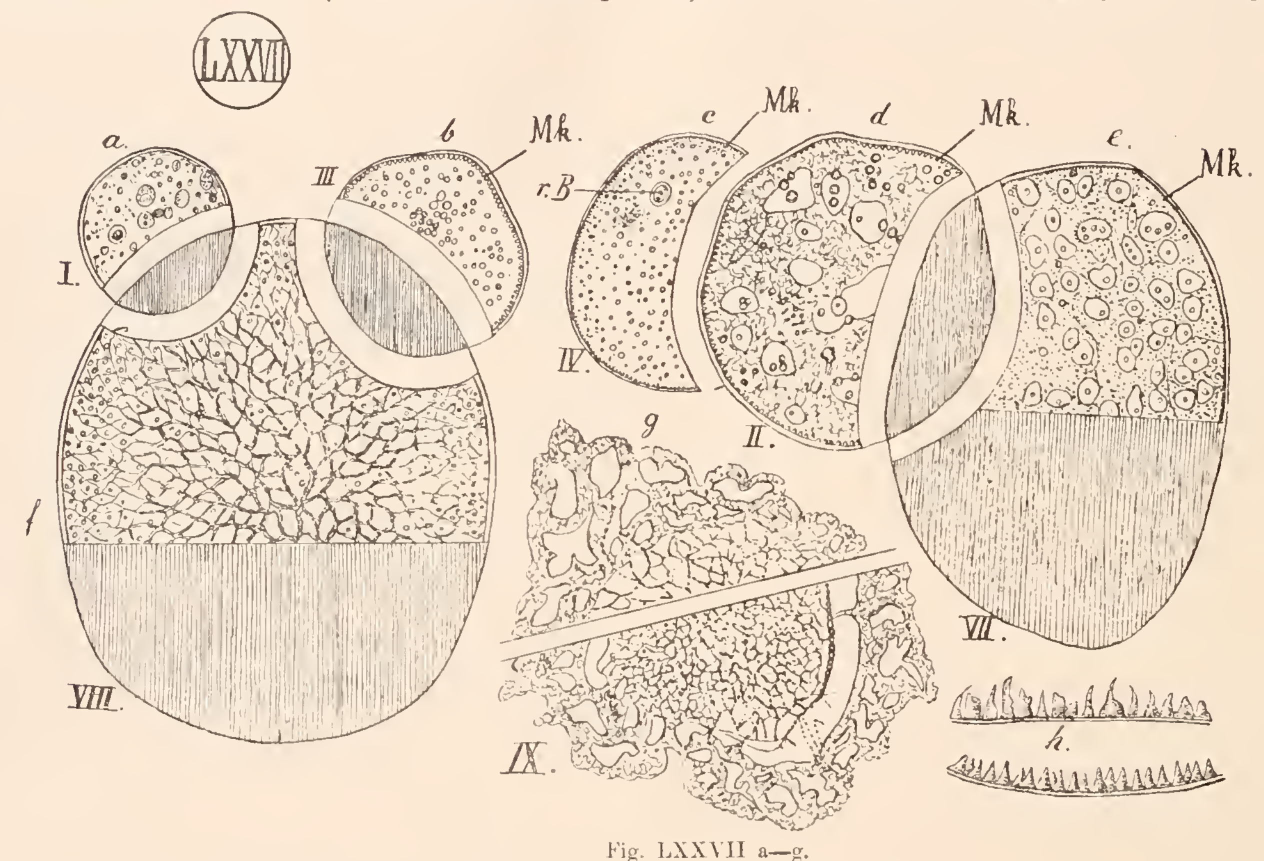


Fig. LXXVII a—g.

Verschiedene Kernzustände der *Saccammina sphaerica* M. Sars, bei gleicher 360facher Vergrößerung dargestellt, um die Größenzunahme der Kerne, die den suspensoiden Typus mit festen Binnenkörperchen vertreten, zu zeigen. Die römischen Zahlen I—IX entsprechen den verschiedenen in meiner *Saccamina*-Monographie (Rhumbler **94**) ausführlich beschriebenen Stadien: I—IX; *r. B.* = resistenter Binnenkörper; *Mk* = chromatinreiche Membrankegel. Die Stadien I—VII gehören nach Lücke (**10** p. 34) der Embryonen bildenden Generation an; während die Stadien VIII und IX (Fig. f und g) nach diesem Autor der flagellosporenbildenden Generation zugerechnet werden müssen. Fig. g stellt nur die Kernränder des neunten Stadiums dar. Die Kerne sind nur zum Teil ausgezeichnet worden. — h = Membrankegel stärker (1500 : 1) vergrößert.

färben und aus mehr oder weniger großen Aggregaten kleinerer Kügelchen bestehen, die in Tropfenform zusammentraten, aber auf verschiedenen Stadien ihrer Erstarrung zusammensinterten. Auf späteren Kernstadien, auf denen Flüssigkeit aus dem Zelleib in den Kern eintritt und diesen mächtig anwachsen macht, wird die Binnenkörpersubstanz wieder allmählich verflüssigt und alsdann gelöst, so daß die Größe der Binnenkörperchen mit dem Wachstum der Kerne nach einer ersten Quellung derselben späterhin ständig abnimmt[2]); gleichzeitig mit dem Kleinerwerden

[1]) Die starke Gelbfärbung in Pikrinsäure ist ein gutes Unterscheidungsmittel von Binnenkörpern und chromatinführenden Kernbestandteilen (Rhumbler **94**a p. 522).

[2]) Vgl. hierzu auch die Vermutung Listers (**95** p. 424), daß die Größe der Nukleolen (= Binnenkörper) von *Polystomella* im Verlauf der Entwicklung abnimmt.

der Binnenkörper treten dann stärker färbbare Substanzen in Gestalt eigentümlicher, seither sonst nicht bekannter »Membrankegel« auf (cf. Lücke **10** p. 35), die ich für eine chromatinreichere, an der Kernmembran anhaftende Amphisubstanz halte. Aber auch diese amphinukleolaren Zellmembrankegel haben keinen Bestand; nach einer erneuten Flüssigkeitsaufnahme von seiten des Kerns verschwinden sie wieder und es tritt jetzt ein feinmaschiges Liningerüst (Textfig. LXXIIe) in dem Kern auf, das den Kernraum allwärts durchsetzt und auf seiner Rindenschicht feinste Chromatinkörnchen enthält. Schließlich löst sich die Kernmembran auf und das Liningerüst mit seinen Chromatinkörnchen verbreitet sich zu Fortpflanzungszwecken[1]) im Zelleib. Die Binnenkörpersubstanz erscheint mir bei *Saccammina* hiernach eine Vorläufersubstanz für die nachkommende Amphisubstanz der Membrankegel, und diese wiederum die einleitende Substanz für Liningerüst und Chromatin zu sein. Bei der allmählichen Auflösung der Binnenkörper, welche dem Auftreten der amphinuklearen Membrankegel und der später erscheinenden Chromatin- und Lininsubstanz voraufgeht, können einige wenige (oft nur einer) Binnenkörper der Auflösung trotzen und auf der früheren Größenstufe verharren, vielleicht sogar etwas anschwellen, solche »resistente Binnenköper« (Textfig. LXXVIIc, r. B.) verhalten sich dann wie echte Nukleolen, denen sie tatsächlich auch nahe stehen dürften, da sie sich wie echte Nukleolen stärker färben als die Binnenkörper, aber doch nicht so stark wie die späteren Chromatinkörnchen, die auf dem Liningerüst des Endstadiums aufsitzen.

Im übrigen wäre es wahrscheinlich falsch, den gleichen Entwicklungsgang der Kernsubstanzen für alle Kerne des dispersoiden Typus in Anspruch nehmen zu wollen.

Der Makronukleus der *Pulvinulina menardii* L., der im Unterschied zu den Kernen echter, mit *Pulvinulina* gemeinsam vorkommender von mir untersuchter pelagischer Globigerinen, gleichfalls dem suspensoiden Typus zugehört, ließ bei den zahlreichen Exemplaren, die ich auf Schnitten untersuchen konnte, niemals Membrankegel oder Liningerüst mit Chromatinauflagerungen erkennen. Der Kern bestand hier meist aus einer fast homogenen oder sehr feinwabigen Grundmasse, in welcher die kugligen Amphikörperchen dispers eingestreut waren (Taf. XXVII Fig. 5, 6, 11 Nucl.); die Körperchen waren homogen ziemlich stark lichtbrechend, nicht aus kleineren Kügelchen zusammengesetzt, färbten sich stärker als die Binnenkörper der *Saccammina* und dürften darum direkt als eine fest gewordene Amphinucleolarsubstanz aufzufassen sein, nicht bloß als eine einleitende Modifikation derselben, wie bei *Saccammina*. Sie sind in dem konservierten Material so hart, daß einzelne von ihnen beim Schneiden sehr häufig aus dem Kern herausgerissen werden (Taf. XXVII Fig. 6, links von Nucl. und Fig. 11, rechts von Nucl.). Die Größe der Amphikörperchen kann im ganzen Kern eine ziemlich gleichmäßige sein (Taf. XXVII Fig. 6, 11 Nucl.) oder es können auch einige an Größe »nucleolusartig« prävalieren (Taf. XXVII Fig. 5 Nucl.).

---

[1]) Schaudinn (**95**a p. 184), der meine Beobachtungen an frischem Material bestätigen konnte, ergänzt sie folgendermaßen: »Die von Rhumbler gemutmaßte multiple Kernvermehrung findet tatsächlich statt; die Kernsubstanz wird durch den ganzen Weichkörper zerstreut, sammelt sich dann wieder in einzelnen Gruppen an, die zu den Tochterkernen sich ausbilden.« Die Tochterkerne werden dann zur Embryonenbildung verwendet (cf. weiter unten).

Während in rundlichen Kernen die Anordnung der Amphibinnenkörper in der Regel eine mehr oder weniger gleichmäßig zerstreute ist, zeigen solche Kerne, welche sich durch eine Mündungspassage hindurcherstrecken oder welche offenbar eine solche kurz vor ihrer Konservierung passiert haben, fast regelmäßig eine binnenkörperfreie Abteilung und eine solche, die besonders stark von Binnenkörpern erfüllt ist. Schon R. Hertwig (**77**) hat einen derartigen Kern mit einer binnenkörperreichen und einer binnenkörperfreien Hälfte für eine Rotaline beschrieben, die mit *Pulvinulina menardii* identisch sein dürfte. Es wäre aber sicher falsch, in diesem verschiedenhälftigen Kernbau eine Struktur von irgendwelcher morphologischer Bedeutung sehen zu wollen. Das Verhalten erklärt sich vielmehr in einfachster Weise dadurch, daß sich die Binnenkörperchen bei der Passage des Kernes durch den Engpaß oder bei den Strömungspressungen, die mit der Kernverlagerung (cf. p. 266) verknüpft sein müssen, aus den stärker gedrückten Kerngegenden in die weniger gedrückten zurückziehen und dort zusammenhäufen (Taf. XXVII Fig. 11 Nucl.); die durch ihren wabigen Bau plastischen Druck auf die Binnenkörperchen ausübende Kerngrundmasse muß notwendig unter den verschiedenen Drucken, die sie bei der Kernverlagerung erleidet, diese Wirkung ausüben[1]). Diese dem Gedrücktwerden des Kernes entsprechende Verlagerung der Binnenkörperchen zeigt deutlich zweierlei, nämlich einmal, daß die Kerngrundmasse keinerlei fixiertes Gerüst von irgendwelcher Festigkeit oder von irgendwelcher bedeutungsvollen Anordnung besitzen kann, denn es müßte auch bei verhältnismäßig geringer Festigkeit entweder die Verlagerung der Binnenkörperchen verhindern oder die ganze Anordnung müßte durch dieselbe jedesmal zerrissen werden, und dann aber, daß es auch auf eine feste Stationierung der Binnenkörperchen gar nicht ankommen kann. Sie können liegen, wie sie wollen, ohne die Kernfunktion in ersichtlicher Weise zu hindern; nirgends eine festgeordnete Struktur. Alles verschiebbar.

Neben diesen grob dispersen, supensoiden Kernzuständen finden sich bei *Pulvinulina* auch solche weniger häufiger, bei denen der ganze Kern eine gallertige, homogene Beschaffenheit zeigt (Taf. XXVII Fig. 3, 13); es scheint, als ob es sich hierbei um eine Entwässerung der Kerngrundmasse handelt, welche letztere so stark kondensiert, daß sie in ihrem Lichtbrechungsvermögen demjenigen der Binnenkörper gleich wird. Auch bei anderen Foraminiferen, so z. B. bei *Saccammina* (Rhumbler **94** p. 528), bei *Psammonyx vulcanicus* Doed. (Taf. III Fig. 29 Nucl.), bei den *Globigerinen* (Taf. XXXIII Fig. 13) bis zu einem gewissen Grade auch bei *Polystomella* (Lister **95** p. 425) und bei *Peneroplis* (Winter **07** t. 2 f. 4) kommen derartige homogene oder fast homogene Kerne gelegentlich zur Beobachtung; sie sind manchmal hart wie Knorpel, so daß sie beim Schneiden in einzelne Schollen auseinanderspringen können, wie ich dies bei den großen Kernen der *Saccammina* häufiger erfahren mußte; zuweilen lassen sich in der erstarrten Gallertmasse noch die aufgequollenen Binnenkörperchen oder Amphisubstanzbestandteile undeutlich erkennen. Derartige homogene Kerne zeigen fast immer große Vakuolen oder Plasmalücken um sich herum oder doch in so dichtem Anschluß, daß sie möglicherweise in einzelnen Fällen als

[1]) Vgl. meine analogen Experimente mit Dotterkörperchen Rhumbler **98** p. 135, 136; sowie die Erörterungen in Rhumbler **99**a p. 40, 41; f. 6.

während der Konservierung geschrumpft angesehen werden müssen, indem die Plasmalücken das frühere Volumen des Kerns angeben — ich fand derartige Kerne unter den Pulvinulinen und Globigerinen relativ häufig nach Osmiumkonservierung —; da man sie aber auch bei gleichkonserviertem Material bald antrifft, bald vermißt, bleibt eine natürliche Flüssigkeitsabgabe des Kerns als Entstehungsursache dieser Kernzustände und ihrer extranukleären Plasmalücken nicht ausgeschlossen (Rhumbler **94** p. 529). Winter (**07** p. 89) fand bei *Peneroplis* entsprechende Kernzustände zur Zeit der Atrophie des Prinzipalkernes, wenn die extranukleären Chromidien ihre Umwandlung zu Schwärmerkernen einleiten; über die eventuelle physiologische Bedeutung derartiger Kernkondensierungen unter Flüssigkeitsabgabe läßt sich zur Zeit nichts Einheitliches vermuten.

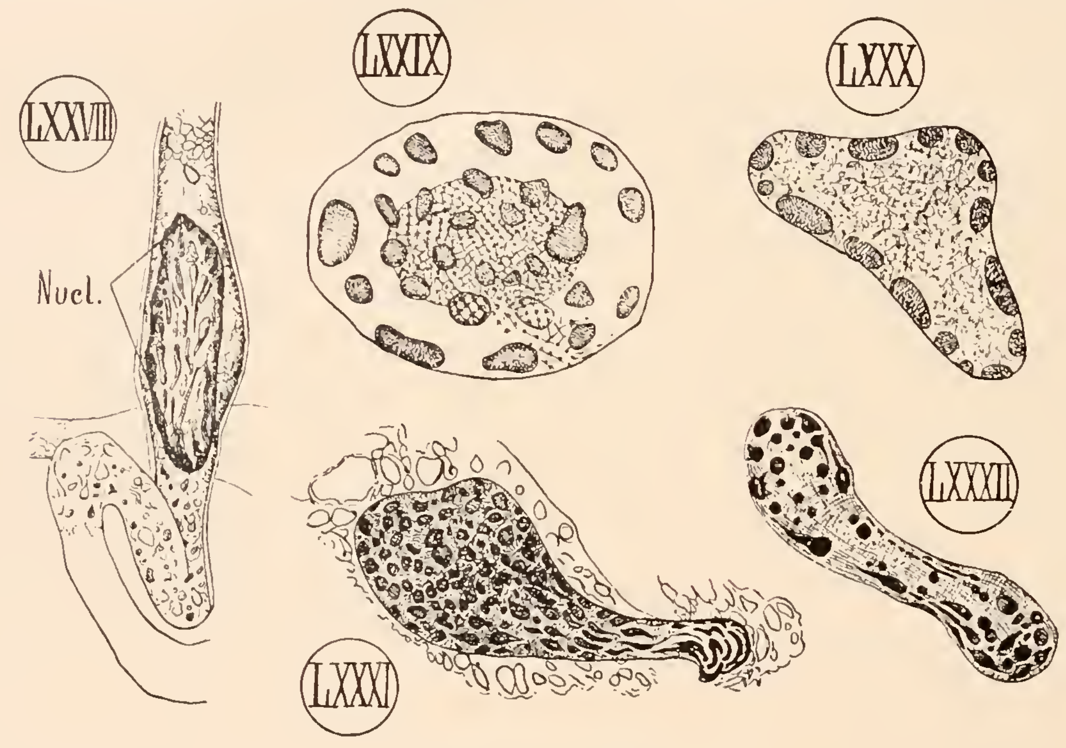
Kerne mit disperser suspensoider Verteilung fester Amphisubstanzkörperchen finden sich auch bei *Polystomella crispa* (L.) (Lister **95** t. 6 f. 2, t. 7 f. 13, 14, 17—21), bei *Rotalia beccarii* (L.) (ibidem t. 8 f. 40), und sind jedenfalls, wenn auch nur als passante Kernzustände noch weiter verbreitet[1]).

b) Der emulsoide Typus der Verteilung der Amphisubstanz in den prävalenten Kernen ist unsrer Definition zufolge im wesentlichen durch die mehr oder weniger zähflüssige (nicht feste) Konsistenz der Amphisubstanz gekennzeichnet. Die zähflüssigen Amphisubstanztröpfchen sind wie die Tröpfchen einer Emulsion in der gleichfalls flüssigen Kerngrundmasse suspendiert; sie haben den festen Binnenkörpern des dispersoiden Typus gegenüber aber noch die weitere Eigentümlichkeit, daß sie sich meistens in den peripheren Kernschichten besonders oder gar ausschließlich anhäufen und dann leicht infolge ihrer zähflüssigen, offenbar klebrigen Beschaffenheit an der gallertigen inneren Oberflächenschicht des Kernes oder an der Kernmembran, wenn eine solche in häutiger Ausbildung vorhanden ist, haften, d. h. kleben bleiben; sie erinnern hierdurch an die Membrankegel der *Saccammina* (p. 271), sind aber viel unregelmäßiger gestaltet und lagern, wenn sie in langgestreckter Form auftreten, ihre Längsachse nicht wie die Membrankegel senkrecht radiär zur Kernoberfläche, sondern stets parallel bzw. tangential zu derselben. Man kann den emulsoiden Typus durch Verflüssigung der Binnenkörper des dispersoiden Typus unschwer ableiten und das Vorkommen beider Typen bei der gleichen Form, bei *Polystomella crispa* z. B., weist deutlich darauf hin, daß es sich hier tatsächlich nur um graduelle, nicht um prinzipielle Unterschiede zwischen den beiden Typen handelt, die nur durch das Anhaften der zähflüssig klebrig gewordenen Amphisubstanz an der Kernmembran noch besonders auffällig werden[1]) Nur in rundlichen Kernen, die durch ihre Form zeigen, daß sie von den umgebenden Plasmaströmen längere Zeit hindurch nicht deformiert worden sind (cf. p. 265), kommen die Amphisubstanztröpfchen auch hier in kugeliger Ausbildung[2]) vor [z. B. Bütschli **86** t. 6 f. 14—16 Kerne von *Calcarina spengleri* (L.)]; sobald

[1]) Es mag hier an die Erfahrungen der Kolloidchemiker erinnert werden, daß ein und derselbe Stoff je nach den jedesmaligen Herstellungsbedingungen sowohl in suspensoidem als auch in emulsoidem Zustand auftreten kann (cf. Wo. Ostwald **09** p. 116).

[2]) Sie können dann festen Binnenkörpern sehr ähnlich sehen, unterscheiden sich jedoch von ihnen durch ihr geringeres Lichtbrechungsvermögen, das ihren wenig dichten (nicht festen) Zustand schon äußerlich verrät; sie färben sich vermutlich in Pikrinsäure auch nicht gelb wie echte Binnenkörper.

die Kerne aber durch ihre Form anzeigen, daß sie von Strömungen geknetet worden sind, verlassen auch die Amphisubstanztröpfchen ihre abgerundeten Formen und modeln sich ganz nach Maßgabe der Drucke um, die auf den Kern eingewirkt haben und die der Kern nun ebenso durch die plastische Wirkungsweise (cf. p. 265) seiner schaumig alveolären Grundmasse an sie weitergegeben hat, wie er sie von dem plastisch drückenden Zelleibplasma empfing; sie sind demnach langgestreckt, wenn der Kern langgestreckt ist (Textfig. LXXVIII, LXXXII), oder sie erscheinen in konzentrischer Lagerung zur Kernoberfläche abgeplattet innerhalb der knopfförmigen Kernvortreibungen, wie sie häufig entstehen, wenn der Kern mit einem Teil seines



Figur LXXVIII—LXXXII.
Verschiedene Kerne des emulsoiden Typus der Verteilung der Amphisubstanz. Die Amphisubstanz ist flüssig und liegt der Kernmembran an.
Fig. LXXVIII. Kern (*Nucl.*) von *Dendrotuba gelatinosa* Rhumbler; Vergr.: 250 : 1.
Fig. LXXIX von *Calcarina spengleri*; stark vergrößert; nach Bütschli **86** t. 6 f. 14.
Fig. LXXX von *Polystomella crispa*; nach Doflein **09** p. 20 f. 12.
Fig. LXXXI von *Polystomella* nach Lister (**95** t. 7 f. 15). Vergr.: 700 : 1.
Fig. LXXXII von *Peneroplis pertusus* nach Winter (**07** t. 2 f. 3); Vergr.: Zeiß Apochr. Imm. 2 mm Comp. Oc. 6.

Körpers durch eine Mündungspassage durchgezwängt worden ist (Textfig. LXXXI) und der durchgepreßte Kernteil sich in dem weiteren Wohnraum der Kammer kolbig ausbreitet. Im Gegensatz zu den dispersoiden Kernen werden hier die Amphisubstanztröpfchen nicht von den jeweiligen Druckkonstellationen im Kern passiv hin und hergeschoben, da sie ja an der Kernmembran bzw. an der gallertigen Kernoberflächenschicht festliegen; man findet darum auch keine ungleichhälftig gebaute Kerne, wie bei dem dispersoiden Typus, wo sich die Körnchen, wie oben (p. 272) gezeigt wurde, ganz an den Stellen geringeren Druckes zusammenhäufen und die stärker gedrückten Kernteile ganz frei von Binnenkörpern erscheinen können (vgl. Text-

fig. LXXXI mit Taf. XXVII Fig. 11). Der zähflüssige Zustand bringt es mit sich, daß die einzelnen Amphisubstanztröpfchen auch zu längeren Formen von ganz verschiedener Gestalt zusammenschmelzen können. Am auffälligsten war eine derartige Verschmelzung bei dem Taf. XXXVII Fig. 4 in einem Tangentialschnitt wiedergegebenen Kern von *Hastigerina pelagica* (d'Orb.). Die Kernmembran dieses Kernes war gänzlich geschwunden, die Amphisubstanz war auffallend stark färbbar und die Anordnung derselben in den peripheren Kernschichten glich ungemein derjenigen der einleitenden Spiremstadien einer echten Mitose; die Amphisubstanztröpfchen waren also zu einem einheitlichen peripheren Gerüstwerk zusammengeschmolzen, ohne daß sich der Grund dieser Konstellationsänderung im Kern mit Sicherheit hätte erkennen lassen[1]).

c) Der alveolide Typus der Verteilung der Amphisubstanz in den Kernen läßt sich dadurch von dem vorher besprochenen emulsoiden ableiten, daß bei ihm eine innigere Vermengung der Kerngrundmasse mit der Amphisubstanz stattgefunden hat; der Kernsaft[2]) erscheint hier in die Amphisubstanz eingedrungen und hat sich mit ihr unter gegenseitiger Abplattung der eingedrungenen Enchylema-Tröpfchen zu einem mehr oder weniger grobwandigen Schaum formiert, der entweder den ganzen Kernraum erfüllt[3]) (Taf. XXXIII Fig. 2, 16; Taf. XXXVI Fig. 13, 14) oder auch einen Teil des Kernes freiläßt. Ein solcher Freiraum kann irgendwo an der Kernperipherie (Taf. XXXIII Fig. 12, vielleicht auch Fig. 2, 26)[4]); Taf. XXXVII Fig. 7 oder auch — wenn schon seltner — im Kernzentrum liegen (Taf. XXXVII Fig. 3 Nucl.). Der letzt zitierte Kern, der einer *Hastigerina pelagica* zugehört, erinnert noch durch die vorzugsweise periphere Lagerung seiner schaumig gebauten Amphisubstanz an die periphere Lagerung der Amphisubstanztröpfchen des emulsoiden Typus, allerdings erscheinen auch hier schon einzelne gerundete Schaumtröpfchen gegen das Kernzentrum hin verschlagen. Im Kernzentrum selbst zeigt dieser Kern eine sphärenartige strahlige Anordnung der engwabigen Kerngrundmasse, die wohl der Ausdruck starker endosmotischer Flüssigkeitsaufnahme des Kernes (aus dem Zelleib heraus) sein dürfte und vielleicht mit der Alveolisierung der Amphisubstanz zusammenhängt, die der bereits besprochene Kern der Fig. 4 Taf. XXXVII noch nicht aufzuweisen hat.

Bei *Truncatulina lobatula* (W. et J.), die meistens Kerne vom emulsoiden, zuweilen auch vom suspensoiden Typus aufweist, habe ich einigemale auch Kernzustände des alveoliden Typus angetroffen; die gleichmäßig alveolisierten Amphisubstanzpartien lagen hier plackenartig[5]) der Kernmembran an (Textfig. LXXIV b p. 266).

---

[1]) Vielleicht handelt es sich um ein Stadium der Flüssigkeitsaufnahme des Kernes vom Zelleib her, wie sie in ähnlicher Weise unter ersichtlicher Aufblähung des Kernes auch bei den spiremen Anfangsstadien echter Mitosen eintritt. Diese Flüssigkeitsaufnahme könnte auch mit der Emulsionierung der Amphisubstanz, welche sich in anderen Kernen der gleichen Spezies fand (Taf. XXXVII Fig. 3) möglicherweise in Zusammenhang stehen.

[2]) Der Alveoleninhalt der schaumigen Amphisubstanz gleicht im Aussehen dem Kernsaft.

[3]) Bei dem alveoliden Typus hat die Amphisubstanz Kernsaft importiert, und ist durch ihn derart aufgetrieben worden, daß sie den ganzen Kernraum mehr oder weniger ausfüllt.

[4]) Bei den Figuren 2, 26 Taf. XXXIII könnten eventuell Schrumpfungserscheinungen einen Freiraum vortäuschen.

[5]) Diese Placken können eine gewisse Ähnlichkeit mit den oben (p. 249, 250) erwähnten Stäbchen der in den Truncatulinen vorkommenden Zoorhabdellen erlangen, wenn sie unter Zug- und Druckwirkungen parallelstreifige Struktur annehmen.

Bei Globigerinen und Orbulinen, für die der alveolide Aufbau der Amphisubstanz außerordentlich typisch[1]) ist — nur ausnahmsweise kamen hier homogene Kernstrukturen vor (p. 273) —, bildet der ganze Amphisubstanzschaum eine kohärente Masse, die einer besonderen Wandständigkeit nicht mehr bedarf, wenn sie sich schon an irgendeiner Stelle der Kernmembran nach wie vor gern anlegt (Taf. XXXIII Fig. 12, 26). Der ganze Schaum kann recht gleichmäßig aufgebaut sein (Taf. XXXIII Fig. 2, 26) oder einzelne Vakuolen sind besonders groß (Taf. XXXIII Fig. 16; Taf. XXXVI Fig. 14); besondere Gesetzmäßigkeiten in der Anordnung großer und kleiner Alveolen bestehen aber hier ebensowenig, wie bei irgendeinem anderen Schaum eine solche aus mechanischen Gründen abgeleitet werden könnte.

In sehr typischer Weise wirken auch hier Pressungen des Kernes auf die Alveolenlagerung der Amphisubstanz ein. Da sich ein Schaum wegen seiner plastischen Eigenschaften nicht aus Gegenden, in denen er zusammengepreßt wird, einfach zurückzieht[2]), sondern sich und seine Alveolen zwischen zwei drückenden Schichten zu einer dünnen Platte auszubreiten strebt, so findet sich die Amphisubstanz derjenigen Kernteile, die in einer Mündungspassage oder in Strömungsbahnen beengt worden sind, recht oft in fibrillärstreifiger Struktur; der Schaum muß sich hier notwendig ebenso verhalten, als wäre er in einem zu den Druckrichtungen senkrecht gedachten Sinne fortgezerrt worden (Taf. XXXIII Fig. 26 St.). Bütschli (**92** p. 32, 66 t. 1 f. 9) hat durch Zerrung von besonders zähen Ölseifenschaumtropfen eine ganz analoge Längsstreckung der sonst mehr rundlichen Schaumwaben erzielt und diese langgestreckten Waben bereits mit, unter ähnlichen Zerrungen stehenden, lebenden Waben des Protoplasmas verglichen; auch in Textfig. LXXIV b läßt sich aus der Lagerung der langgestreckten Alveolen der Amphisubstanz der Verlauf der Druckrichtungen erschließen, die auf den Kern eingewirkt haben müssen, um seine Gestalt zu erklären.

Als **Facit** der Beschreibung **der Haupttypen der Amphisubstanzverteilung** in den prävalenten Kernen können wir demnach folgenden Satz aufstellen: eine festfixierte morphologische Struktur existiert in diesen Kernen nicht; ihre histologisch sichtbare Struktur ist akzidenteller Natur; sie wird beherrscht von der Schaummechanik der wabig gebauten Kerngrundmasse und der Konsistenz der Amphinukleolarsubstanz. Ist letztere fest, liegt sie also in der Form erstarrter kugliger Binnenkörper vor, wie bei dem suspensoiden Typus, so können sich bei geeigneten Druckwirkungen auf den Kern die Binnenkörperchen in den weniger gedrückten Kernteilen besonders zusammenhäufen und hierdurch einen verschiedenhälftigen Aufbau des Kernganzen veranlassen (cf. p. 272); der aber bei der Ruhelage des Kernes wieder einer gleichmäßigeren Dispersität der Binnenkörper weicht. Ist die Amphisubstanz dagegen mehr oder weniger zähflüssig (emulsoider Typus) und haftet sie dabei an der Kernmembran, so werden ihre Tröpfchen nach Maßgabe der auf den Kern und seine wabige Grundmasse ausgeübten Drucke in einer zu den Druckwirkungen senkrecht stehenden Richtung wurstförmig in die Länge gedrückt, und das

[1]) Im Gegensatz zu der pelagisch lebenden *Pulvinulina menardii* habe ich bei Globigerinen und Orbulinen niemals suspensoide Kerne angetroffen; auch emulsoide Kerne habe ich nie gesehen.

[2]) Cf. Rhumbler **02**a p. 355 ff. und **02**b p. 420—423.

gleiche geschieht auch bei dem alveoliden Typus mit den schaumig gebauten Amphisubstanztröpfchen, die aber außerdem noch die Anordnung ihrer Alveolenwände nach der Mechanik zähflüssiger Schäume den auf sie einwirkenden Druckwirkungen entsprechend einrichten, ohne in dem Wechsel dieser Strukturen allem Anscheine nach morphologisch oder histologisch irgendwie bedeutsame Entwicklungsstadien des Kernes zu Wege zu bringen.

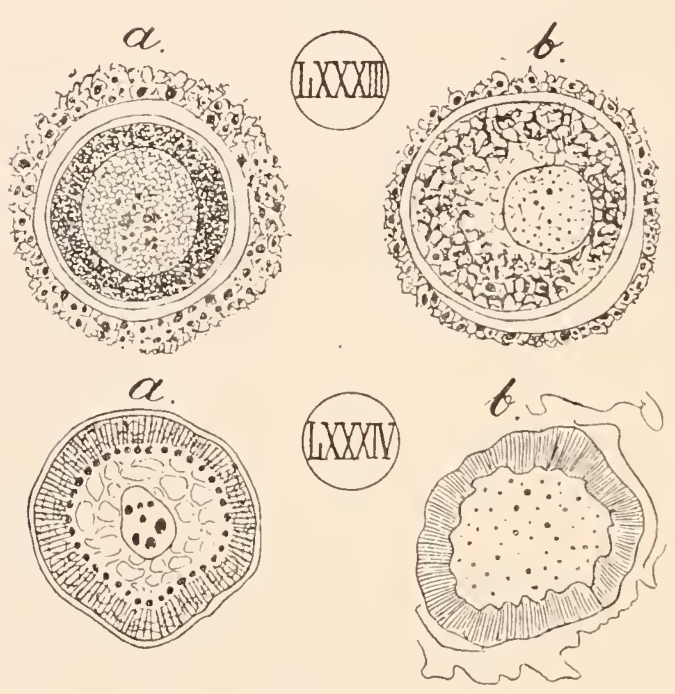
So wichtig auch die von dem Kernganzen umschlossenen Stoffkategorien, der Amphisubstanz und der Kerngrundmasse, für die Lebensfunktionen des Zelleibes sein mögen, so wenig scheint es dabei auf eine unverrückbare Lagerung dieser Stoffkategorien anzukommen, das mag hier besonders betont werden, da die jetzt zu besprechenden Kerne bzw. Kernzustände mit Liningerüst und Chromatinauflagerungen eine derartige relative Gleichgültigkeit der Lage und Formbeziehungen der Einzelsubstanzen kaum hätten vermuten lassen.

Wie bereits hervorgehoben, trifft man **prävalente Nuklei mit Liningerüst und aufgelagerten Chromatinkörnchen** recht selten unter den Foraminiferen. Schon oben wurde gezeigt, daß sich zwar bei *Saccammina sphaerica* vor dem Fortpflanzungsakte ein solches Gerüstwerk einstellt, während die dispers zerstreuten Binnenkörper früherer Stadien der allmählichen Auflösung anheimfallen. Eine ähnliche Abfolge von Entwicklungszuständen (cf. 270), die mit einem Liningerüststadium abschließen, kennt man aber von den meisten anderen Foraminiferenkernen nicht[1]). Vielleicht steht dieser Ausfall einer festeren Anordnung der Kernbestandteile in einem Liningerüst, die an sich bei den verhältnismäßig großen prävalenten Nuklei polythalamer Formen wegen der beim Kerntransport durch die Kammermündungen hindurch unvermeidlichen Pressungen große Schwierigkeiten zu kompensieren hätte, in der Überzahl der Fälle mit der Tatsache in irgendwelchem Zusammenhang, daß dem Kern, wie gleich erörtet werden soll, im Gegensatz zu *Saccammina* in den meisten Fällen eine direkte Beihilfe bei der Ausstattung der Fortpflanzungsprodukte mit Kernbestandteilen verwehrt erscheint, und diese Aufgabe von Anfang an extranukleären Chromidien zugewiesen zu sein pflegt. Allerdings sind außer den Endstadien der *Saccammina*-Kerne auch noch einige wenige Kerne, deren Entwicklungsgang aber wenig klar ist, bekannt geworden, die gelegentlich ein solches Gerüstwerk führen.

Der Kern der *Myxotheca*, der durch Einlagerung in einer großen Plasmavakuole von Strömungspressungen isoliert ist, zeigt zuweilen ein der dicken Kernmembran anliegendes, mit Chromatinkörnchen beladenes Liningerüst, das gegen das Zentrum hin einen scharf abgesetzten, mit einigen kleinen Binnenkörperchen oder Nukleolen besetzten Raum für die Kerngrundmasse einschließt (Textfig. LXXXIII b). Neben diesen Kernzuständen finden sich häufiger solche, bei denen sich in der peripheren, der dicken Kernmembran anliegenden, stark färbbaren Kernschicht eigentliche Lininfäden nicht nachweisen lassen (Textfig. LXXXIII a), sondern bei denen die chromatische Substanz in eine Grundsubstanz, die etwas stärker lichtbrechend ist als die zentral gelegene Kerngrundmasse, feinkörnig eingesprengt ist. Die Lagerung der stark färbbaren Substanz an der Kernmembran erinnert noch durchaus an diejenige, die für die flüssige Amphi-

[1]) Die gelegentlichen Angaben der früheren Literatur über ein Kerngerüst schlichthin bedürfen in jedem Falle eine Nachprüfung, da zuweilen als Kerngerüst das Alveolenkantenwerk der Grundsubstanz bezeichnet worden ist, ohne daß damit ein echtes fädiges oder ästiges Lininwerk gemeint sein sollte (cf. Lister **95** p. 423, 424).

substanz maßgebend war, und dürfte spezieller noch mit den Membrankegeln der Saccammina-kerne zu vergleichen sein, zumal sich bei den ganz analog gebauten Kernen des *Dactylosaccus vermiformis* Rhumbler (Textfig. LXXXIV) eine deutliche Radiärstreifung in dieser Schicht findet[1]), die zu einem Vergleich mit der radiären Aufstellung der Membrankegel geradezu herausfordert. Von diesem Vergleich aus wird es wahrscheinlich, daß der gerüsttragende Kernzustand der *Myxotheca* sich wie bei *Saccammina* aus dem nichtgerüstigen unter Flüssigkeitsaufnahme und gleichzeitiger Auflösung der Binnenkörper entwickelt, die in Fig. LXXXIIIb deutlich kleiner sind als in Fig. LXXXIIIa. Zur Ergänzung mag mitgeteilt werden, daß Schaudinn (**93** p. 28) einmal eine Zweiteilung des Kernes durch biskuitförmige Einschnürung bei *Myxotheca* beobachtet hat[2]) und daß auch bei *Dactylosaccus* (Rhumbler **94** p. 603) zweikernige Exemplare vorkommen.



Figur LXXXIII.
Kerne von *Myxotheca arenilega* Schaudinn; *a* = Kern mit peripherer chromatinreicher Schicht ohne Liningerüst; *b* = Kern mit peripherem Liningerüst, das mit Chromatinkörnchen beladen ist. Vergr.: Zeiss, Oc. IV; homog. Immers. 1/18; nach Schaudinn (**93** t. 2 f. 5, 6).

Figur LXXXIV.
Kerne von *Dactylosaccus vermiformis* Rhumbler; *a* = Kern in optischem Querschnitt; *b* = Zentralschnitt durch den Kern eines anderen Exemplars; bei beiden die chromatinreiche Randschicht strahlig; Vergr.: 720 : 1.

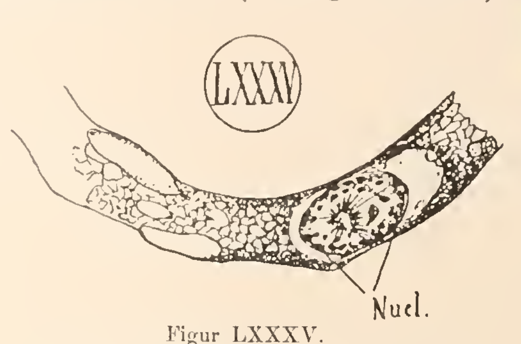
Das Vorkommen der sonst für die prävalenten Kerne ungewöhnlichen Teilungen bei Kernen mit Liningerüst ist um so beachtenswerter, als auch die nachgenannten Fälle Kernstadien vorführen, die mit der deutlichen Erkennbarkeit von Lininfäden zugleich auch gewisse Ähnlichkeiten mit Kernteilungsstadien erlangen; es scheint fast als ob prävalente Kerne, welche die Fähigkeit, früher oder später Liningerüstfäden zu erzeugen, erworben oder gewahrt haben[3]), mit dieser Fähigkeit zugleich auch die Möglichkeit zu spontanen Kernteilungen erlangt oder behalten haben, daß aber Kerne, die ein Liningerüst nicht zu erzeugen vermögen — vielleicht weil die dazu befähigten Substanzen den extranukleären Chromidien mitgegeben worden sind —, zeitlebens ungeteilt bleiben, sich wenigstens nicht mit eigenen Kräften zu teilen vermögen, sondern höchstens durch Strömungspressungen passiv auseinander gerissen werden können (cf. p. 266).

[1]) Die eigentümlich gebauten *Myxotheca*- und *Dactylosaccus*-Kerne erinnern stark an die Kerne, welche Carter in den Wurzelzellen der *Chara verticillata* (Roxb.) gefunden hat (cf. Carter, H. J. in: Ann. Mag. nat. Hist., ser. 2 v. 19 p. 13—32 t. 3), während sie sonst kaum Ähnlichkeitsgenossen haben dürften.

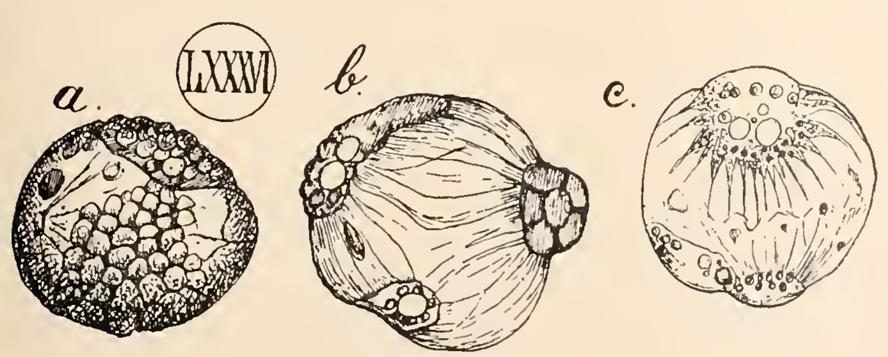
[2]) Außerdem aber hat Schaudinn später (**95** b p. 96) Sporenbildung für *Myxotheca* konstatiert, ohne daß jedoch das Verhalten des Kernes während derselben bekannt geworden wäre.

[3]) Je nachdem, ob man die Fähigkeit, Lininfäden zu erzeugen, als eine ursprüngliche, allen Kernen zustehende Eigentümlichkeit ansieht, die nur unter besonderen Umständen verloren gegangen ist; oder ob man die Befähigung zur Liningerüstbildung für eine spätere Erwerbung hält, die den primitivsten Protozoenkernen ursprünglich fehlte.

Lininfäden, die von einem verdichteten (bis zu einem gewissen Grade sphärenartigen) Zentrum der Kerngrundmasse aus nach den, an der Kernmembran anhaftenden, Amphisubstanztröpfchen hinliefen, fand ich einmal in einem Kern von *Dendrotuba nodulosa* (Textfig. LXXXV); sie erinnerten durch diese Anordnung in unverkennbarer Weise an die später (p. 289) behandelte multiple[1]) Kernvermehrung von *Calcituba* (vgl. Textfig. LXXXV mit Textfig. LXXXX*i, k*). Vielleicht noch interessanter sind die in Textfig. LXXXVI zur Abbildung gekommenen Kernzustände von *Truncatulina lobatula*. Sie zeigen nämlich der Kernmembranschicht dicht anliegende besonders voluminöse, meist unregelmäßig alveolide, Amphisubstanzanhäufungen[2]) in geringer Anzahl, von denen aus Lininfäden mit körnigen Chromatinauflagen abstrahlen, welche die einzelnen Anhäufungen miteinander verbinden. In einzelnen Fällen fanden sich nur zwei solcher Anhäufungen und unter diesen Umständen konnten die Kerne zweipoligen Kernteilungsfiguren echter Mitosen ganz außerordentlich ähnlich sehen[3]). Da ich in einem solcher Kerne sogar einige chromosomenähnliche Gebilde in der Äquatorialebene angetroffen habe (Textfig. LXXXVIc), kann kaum bezweifelt werden, daß sich tatsächlich auch bei den prävalenten Nuklei der Foraminiferen unter besonderen unbekannten Umständen einleitende Vorstufen bzw. abklingende Reste — kurz verbindende Übergangsstadien — zu einer echten Mitose finden. Daß solche Stadien wirklich zu Kernteilungen führen, darf aus der Anzahl der Kerne geschlossen werden, die ich neben solchen viel- oder zweipoligen Kernteilungen antraf; so hatte der Textfig. LXXXVIb abgebildete Kern noch acht andere neben sich und darunter drei, die in ihrer Größe derjenigen der Amphisubstanzzusammenhäufungen durchaus entsprachen. Die Embryonalkammer des betreffenden



Figur LXXXV.
Kern (*Nucl.*) von *Dendrotuba nodulosa* Rhumbler in eigentümlichen an die Multipelteilung erinnerndem Zustand; Lininfäden strahlen von einem dichteren Zentrum aus nach den peripheren Amphisubstanzkörperchen; Vergr.: 250 : 1.



Figur LXXXVI.
Eigentümliche an die Multipelteilung erinnernde Kernteilungszustände aus *Truncatulina lobatula* (W. et J.); *a* = Anfangszustand, Plasmavakuolen dringen in den Kern ein; *b* = Amphisubstanz in dreipoliger und in zweipoliger (*c*) Anordnung; Vergr.: 905 : 1.

[1]) Cf. auch Winter (**07** p. 87), der beim Makronukleus des makrosphärischen *Peneroplis* zuweilen ähnliche Strukturen fand.

[2]) In diesen Amphisubstanzanhäufungen können auch noch einzelne kuglige Körper liegen, die wohl als resistente, noch nicht gelöste, zu Amphisubstanz noch nicht umgearbeitete, Binnenkörper angesehen werden dürfen.

[3]) Kernteilungsfiguren, die mit den abgebildeten (Textfig. LXXXVI b, c) eine unverkennbare Ähnlichkeit besitzen, hat Swarczewsky (**08** p. 177 t. 15 f. 13—15) für die Zweiteilung der *Arcella* Kerne bekannt gemacht; auch die multiple Mitose, die Hartmann (**09** p. 492 f. 3) für die vegetative Kolonie von *Collozoum* abgebildet hat, bietet unverkennbare Ähnlichkeit.

Exemplars war 24 μ groß, kann also nicht, wie man der größeren Kernzahl nach erwarten möchte, eine Mikrosphäre gewesen sein, da die Mikrosphären bei den Foraminiferen im allgemeinen erheblich kleiner zu sein pflegen, und Lister (**95** p. 436) dementsprechend den Durchmesser der Mikrosphäre eines Exemplars der *Truncatulina lobatula* selbst zwischen 10 und 11 μ fand. Auch bei *Polystomella crispa* (L.) kommen derartige mehrkernige Individuen mit großer Embryonalkammer vor; sie sind aber selten, unter 1760 Exemplaren waren nach Listers Untersuchungen (loc. cit. p. 425, 428) nur 21 mehrkernige; Lister hält daher diese mehrkernige Exemplare für bis zu einem gewissen Grade anormal; bei Besprechung der *Calcituba*-Nukleiten (p. 291) wird auf sie zurückgekommen werden.

2. Schicksal und Bedeutung der prävalenten Nuklei der Schwärmsporen erzeugenden Generation.

Die prävalenten Nuklei, die sich als Makronuklei oder Prinzipalnuklei in makrosphärischen oder in ihnen äquivalenten Vertretern der Schwärmsporen erzeugenden Generation[1]) finden, verschwinden nach den übereinstimmenden Angaben von Lister (**95** p. 425 für *Polystomella*), Schaudinn (**03** p. 551 für *Polystomella*), Winter (**07** p. 88 für *Peneropolis*) und Lücke (**10** p. 42 für *Saccammina*) mehr oder weniger allmählich aber restlos[2]), sobald die extranukleären Chromidien die Kerne für die Schwärmsporen herzurichten beginnen.

Schaudinn (**03** p. 553) antwortet daher auf die Frage: »Was ist der Prinzipalkern?« kurz: »Der vegetative Kern, er entspricht dem Makronukleus der Infusorien; er geht beim Beginn der Geschlechtstätigkeit zugrunde.«

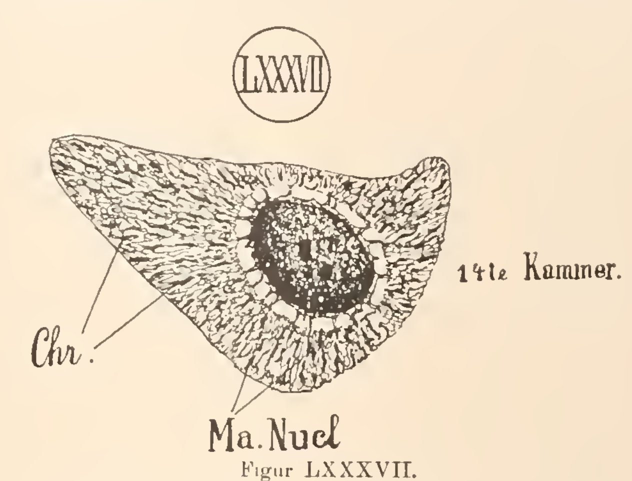
Hiermit ist aber nicht gesagt, daß beide Kernarten, die praevalente Kernart und die Chromidien, voneinander absolut unabhängige Bildungen darstellen. Es scheint vielmehr aus verschiedenen Beobachtungen hervorzugehen, daß der Prinzipalkern bzw. der Makronukleus der Foraminiferen »vor seinem Zerfall« sehr wohl in irgend einer Weise sich bei der Ausbildung der extranukleären Chromidien beteiligt.

Wenn auch Winter (**07** p. 88) für die von Lister (**95** p. 428) und Schaudinn (**95** p. 96; **03** p. 551) gemachte Angabe, daß bei *Polystomella* eine Vermehrung der Chromidien nicht bloß durch deren eigene Zerteilung, sondern auch durch Abgabe von Amphisubstanz (bei Schaudinn = Chromatin und Plastin) seitens des Makronukleus stattfände, bei *Peneroplis* keine Bestätigungen finden konnte, so glaube ich doch, daß Schaudinns Auffassung einer Abgabe von Amphisubstanz vor dem Zugrundegehen des Makronukleus für *Polystomella* und eine Anzahl anderer Formen zu Rechte besteht. So fand ich bei *Truncatulina lobatula* einigemal Makronuklei, um die herum im umgebenden Plasma eine außerordentlich deutliche strahlige Anordnung von

[1]) Über das Verhalten der eventuell (der sonstigen Regel entgegen) auch in der, Embryonen bildenden, Generation vorkommenden prävalenten Nuklei siehe weiter unten p. 287.

[2]) Auch bei *Vanhoeffenella gaussi* zeigen diejenigen Exemplare, die voll mit Schwärmsporen erfüllt sind, nie mehr eine Spur des Makronukleus.

unverkennbaren Chromidien zu erkennen war. Die Chromidien zeigten genau dieselbe Färbungsintensität wie Zapfen, die der äußeren Kernoberfläche aufsaßen[1]) (Textfig. LXXXVII) und sich deutlich in die gallertige Oberflächenschicht des Kerns hinein fortsetzten. Es schien hier Amphisubstanz aus dem Kern auszustrahlen, um im Zellplasma sich zu Chromidien umzubilden. Ähnliche Strahlungen findet man gelegentlich auch bei *Polystomella* (Taf. XXXIX Fig. 25 *Nucl.*); Lister (**95** p. 428 t. 7 f. 23) erwähnt sie bereits und deutet sie in entsprechendem Sinne[2]).



Figur LXXXVII.
Vierzehnte Kammer einer makrosphärischen *Truncatulina lobatula* (W. et J.). Makronukleus (*Ma. Nucl.*) gibt in radiärer Richtung Chromidien (*Chr.*) an den Zelleib ab; Größe des Makronukleus = 48 μ; die Makrosphäre maß = 36,6 μ; Vergr.: 417 : 1.

Auch hier sind eben wieder Abstufungen denkbar. Nicht alle prävalenten Kerne der Foraminiferen müssen genau identisch sein. Es scheint vielmehr das Stoffwechselgeflecht, das sich zwischen den einzelnen Kategorien von Kernsubstanzen hin und herspinnt, verschiedene histologischen Konfigurationen zu gestatten. Es wäre nicht undenkbar, daß in manchen Prinzipalkernen sich auf kürzere oder längere Zeiten hin alle vorhandene Kernsubstanzen zu einem Kerngebilde zusammengefügt hätten, so z. B. bei Globigerinen und Pulvinulinen, bei denen ich oft den, stets in der Einzahl angetroffenen, Kern mit den verschiedensten Kernfärbemitteln aufs grellste färben konnte, ohne daß sich extranukleäre Substanzen mitgefärbt hätten, die für Chromidien hätten gelten können. Daß in anderen Fällen ein mehr oder weniger großer Teil der für die späteren Geschlechtsprodukte bestimmten Kernsubstanzen frühzeitig von Anfang an außerhalb des Makronukleus stationiert wird, der übrige Teil aber als Ergänzung erst später aus dem Makronukleus den Chromidien zugeschickt wird, z. B. *Polystomella* und *Truncatulina*, und daß schließlich in extremsten Fällen, so bei *Peneroplis*, alle für die Geschlechtskerne bestimmten Kernsubstanzen von Anfang an sich vom Prinzipalkern so radikal separiert halten, daß sie von ihm zu keiner Zeit irgendwelche histologisch als solche diagnostizierbare chromatische Bestandteile erhalten. Hiermit ist freilich nicht gesagt, wie schon Winter (**07** p. 88, 89) hervorgehoben hat, daß nicht trotzdem auch im letztgenannten Falle Stoffwechselbeziehungen anderer — also histologisch nicht differenzierbarer — Art sich zwischen Prinzipalkern und Chromidien abspielen könnten, im Gegenteil sind solche wahrscheinlich, denn sobald der Prinzipalkern Veränderungen zum Zerfall zeigt, beginnen auch in den extranukleären Kernsubstanzen die Veränderungen, welche sie zu Sporenkerne umbauen.

---

[1]) Diese Zapfen erinnern einigermaßen an die neuerdings von Stauffacher (**10**) und Knoll (**10**) für verschiedene tierische und pflanzliche Zellen beschriebene Kernbrücken.

[2]) Derartige Strahlungen für Konservierungsartefakte, die ja sehr leicht in dem kolloidalen Plasma in strahliger Form denkbar wären (cf. Lister **95** p. 418), zu nehmen, hieße ihre gesetzmäßige Lagebeziehungen zu den Chromidien außer acht lassen.

3. Die Chromidien[1]).

Chromidien, d. h. extranukleäre Chromatinmassen sind bisher nur bei solchen Foraminiferen mit Sicherheit nachgewiesen worden, die gleichzeitig auch als dimorphe erkannt werden konnten. Sie finden sich in makrosphärischen Individuen neben dem Makronukleus bzw. neben dem Prinzipalkern im Zelleibplasma zerstreut und haben die Aufgabe, zur Fortpflanzungszeit die Kerne für die Schwärmsporen zu konstituieren.

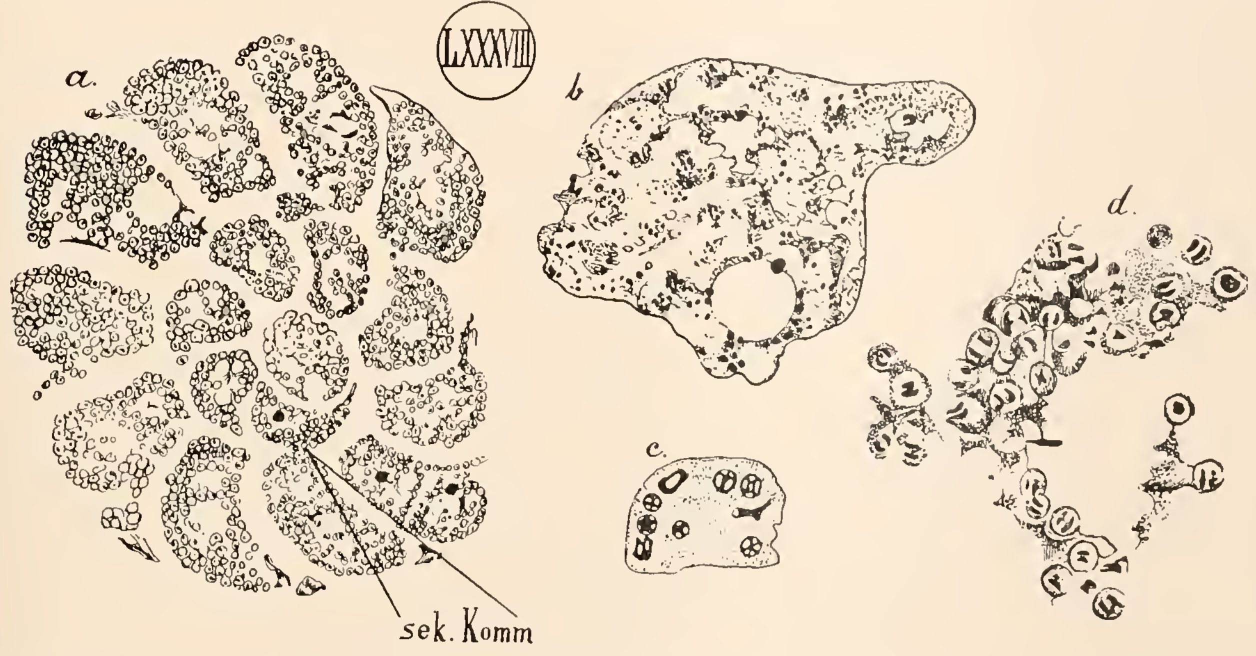
Ihr Entwicklungsgang ist folgender: In den Embryonen, von denen aus die makrosphärischen Individuen ihren Ausgang nehmen, ist die Kernsubstanz noch in Form unregelmäßiger Körnchen und Stränge im ganzen Plasma diffus verteilt. Später aber, wenn die Embryonen unter Schalenabscheidung selbständig geworden sind und ein Stadium von ca. drei bis sechs Kammern erreicht haben (Schaudinn **03** p. 551; Winter **07** p. 84), bildet sich aus einem Teil dieser diffusen Chromatinmasse einerseits ein Makronukleus bzw. ein Prinzipalkern (cf. Taf. X Fig. 2, *P*), während die übriggebliebene diffuse Chromatinmasse sich andererseits als Chromidium weiterentwickelt, und hierbei, wie erörtert, zeitweilig noch neue Substanzlieferungen vom Makro- bzw. Prinzipalnukleus her erhalten kann, oder auch ohne solche ihren bläschenförmigen Endstadien zutreibt. Die Endstadien gipfeln in einer — zuweilen sicher, vielleicht aber allgemein — zweimaligen sehr schnell ablaufenden karyokinetischen Kernteilung (Schaudinn **03** p. 551, 552; cf. auch: Lister **95** p. 430; Schaudinn **95** p. 96; Winter **07** p. 92), welche die Kerne für die Schwärmsporen in einer gewissen unverkennbaren Analogie zu den Reifungsteilungen der Geschlechtszellen bei Metazoen fertigstellt[2]).

Die Struktur der Chromidien scheint wenig kompliziert, wechselt aber während der Entwicklung. Nach Winters Beobachtungen an *Peneroplis* sind die kleinen diffus verbreiteten Chromantinpartikelchen der Anfangszustände in ihrer Gestalt von den umgebenden Druckverhältnissen abhängig, bestimmte kernähnliche Formen existieren nicht, langgestreckte zackige Gestalten prävalieren; sie sind in eine schwach tingierbare Grundsubstanz von alveolärem Bau eingebettet und bieten somit das Bild eines Chromatinnetzes, das sich in der Embryonalkammer noch lange Zeit hindurch erhält (vgl. das Chromidialnetz in den Erstlingskammern der *Pulvinulina* Taf. XXVII Fig. 14), nachdem sich aus den vorderen Teilen des Netzes der Prinzipalkern durch Zusammenklumpung der Netzbestandteile gebildet hat (Winter **07** p. 83, 84). Von diesem ursprünglich in der Embryonalkammer eingelagerten alveolaren Chromidialnetz werden durch die Strömungen Stränge in die nächstliegenden Kammern überführt, sie dringen weiter und weiter in der Kammerreihe nach vorne vor und erreichen bei dem 16 bis

[1]) Literatur: R. Hertwig **99** p. 367; **02** p. 1; **04** p. 303; besonders **07** p. 1—22; Schaudinn **03** p. 547; Goldschmidt **04** p. 68—85; **04**a p. 132; Mesnil **05** p. 313; Winter **07** p. 89—93; Goldschmidt und Popoff **07** p. 321; Doflein **09** p. 22—24; Hartmann **09** p. 491, 504.

[2]) Bei dieser Analogie darf daran erinnert werden, daß auch bei den Reifungsteilungen der Eizelle nie die gesamte Masse des Eikernes in die hierzu viel zu kleinen Richtungsspindeln eintritt, sondern daß sich nur ein Bruchteil der Kernmasse an der Karyokinese beteiligt, welche das Kernmaterial für die Nachkommenschaft ausbildet. Der von der Karyokinese ausgeschlossene Anteil des Eikernes legt einen Vergleich mit dem Makronukleus der Foraminiferen nahe.

19 kammerigen *Peneroplis* mit ihren Vorläufern die Umgebung des Prinzipalkernes[1]), der von jetzt ab Degenerationserscheinungen zu zeigen beginnt, während gleichzeitig die stark angewachsene Chromidialmasse dichter wird und an Färbbarkeit zunimmt (Winter loc. cit. p. 90). Bis dahin dokumentierte sich das Chromidium als ein in diffus färbbarem alveolaren Plasma aufgehängtes Gerüst, das zweierlei Substanzen enthält, nämlich erstens eine schwach zu Farbstoffannahme geneigte massiver angelegte Substanz, in der Winter Plastin (nach ihm = Nukleolarsubstanz) vermutet, die aber vielleicht auch eine Amphisubstanz darstellen könnte, und zweitens ganz feine intensiv färbbare Substanzpartikel, die als eigentliches Chromatin aufzufassen sind[2]). Letzteres überwiegt mit der zunehmenden Degeneration des Prinzipalkerns immer mehr, indem sich



Figur LXXXVIII.

Polystomella crispa (L.) a = Schnitt durch ein makrosphärisches Exemplar; das ganze Plasma ist in Schwärmsporen von 3—4 μ Durchmesser zerfallen; eine sekundäre Kammerkommunikation (*sek. Komm.*) verbindet die 2. mit der 10. Kammer; Vergr.: 225 : 1. b = Schnitt durch die Endkammer einer Makrosphärischen, bei welcher der Prinzipalkern bereits verschwunden war; eine große Zahl kleiner Kerne von 1—1,5 μ Durchmesser sind gruppenweise im Plasma verteilt; Vergr.: 730 : 1. Fig. c = Schwärmerkerne im vakuolisierten Zustand; Vergr.: Zeiss, homog. Imm. $^1/_{15}$. Fig. d = Schwärmerkerne in karyokinetischer Teilung; Vergr.: 1275 : 1; nach Lister **95**.

in den Knoten des Wabenwerkes die Chromatinpartikelchen zu Klumpen oder Strängen zusammenhäufen, die bald miteinander verschmelzen, bald wieder voneinander getrennt werden, wie es der Zufall der Strömungen und der durch ihn verursachten Pressungen will. Aus den mit solcher Willkür behandelten chromatinreichen Brocken und Strängen entstehen dann durch Zerkleinerung und Abkugelung die kleinen bläschenförmigen Kerne der Endstadien, die, wie Schaudinn (**95** p. 96) zuerst für *Polystomella* betonte, für die reproduktiven Phasen der makrosphärischen

[1]) Cf. auch die ähnlichen Verhältnisse bei *Polystomella* Taf. XXXIX Fig. 25, wo die Chromidien (*Chr.*) den Prinzipalkern (*Nucl.*) überholt haben.

[2]) Das Bild erinnert an das von R. Hertwig (**99** t. 37 f. 1, 2) abgebildete Chromatinnetz der Süßwassertestacee *Arcella*.

Generation sehr charakteristisch sind, und die auch Lister (**95** p. 430 t. 8 f. 28—32) bereits in einer Größe von 1—2 μ bei der letztgenannten Foraminifere vorfand[1]) (Textfig. LXXXVIII *b*).

Diese bläschenförmigen Kerne schreiten dann zu den schon erwähnten karyokinetischen Reifungsteilungen. Während diese Teilungen und die schließliche Ausreifung der Schwärmsporen bei *Polystomella* aber nach den Untersuchungen Listers und Schaudinns allwärts im Plasma »oft zugleich« stattfinden, treten bei *Peneroplis*, derem Verhalten wir im Nachstehenden weiter folgen wollen, und anderen Imperforaten, wie *Miliolina* und *Vertebralina*, nach den Befunden Winters (**07** p. 91) die bläschenförmigen Kerne und ihre Karyokinesen erst in den Endkammern (von der 14.—15. ab) auf, wo infolge der gerade beendeten Defäkation viel Platz für sie geschaffen ist[2]).

Die Kleinheit der Bläschenkerne[3]) läßt während der Karyokinese nur eine Spindelfaserung mit Pol und Äquatorialplattenbildung erkennen; in der Äquatorialplatte sind zwar vereinzelte unbestimmt geformte körnige Chromatinpartikeln unterscheidbar, bestimmt formierte und in bestimmter Zahl auftretende Chromosomen scheinen aber optisch nicht auseinander gehalten werden zu können. Nach Spaltung der Äquatorialplatte durch die Teilungsspindeln bilden sich jeweils zwei diffus färbbare Kerne, die wahrscheinlich wie bei *Polystomella* (Schaudinn **03** p. 551, 552) eine nochmalige Teilung absolvieren und alsdann zu den verhältnismäßig großen, homogen tingierbaren kugligen Kernen der Schwärmsporen (= Gameten) werden, nachdem sich um sie herum Plasma angesammelt und dieses eine Geißel ausgetrieben hat. Der fertig gestellte Gametenkern liegt in der vorderen Hälfte des Schwärmers. Ein einem Basalkorn ähnelndes Gebilde konnte an der Geißelbasis des Peneroplisschwärmers nicht nachgewiesen werden (cf. Winter **07** p. 92, 93).

Auch die extranukleäre Chromidialmasse der makrosphärischen Foraminiferengeneration erscheint, ihrem referierten Entwicklungsgang zufolge, lange Zeit hindurch auf keine zusammenhängende Einheitsstruktur angewiesen, sie wird augenscheinlich mit größter Willkür zusammengeschmolzen und wieder auseinandergeteilt, so daß es auf einen bestimmten Strukturzusammenhang der Einzelteile nicht ankommen kann. Um so merkwürdiger ist es, daß sich zur Reifezeit dann aber aus den so regellos behandelten Massen typisch geformte Karyokinesen hervorzubilden vermögen.

---

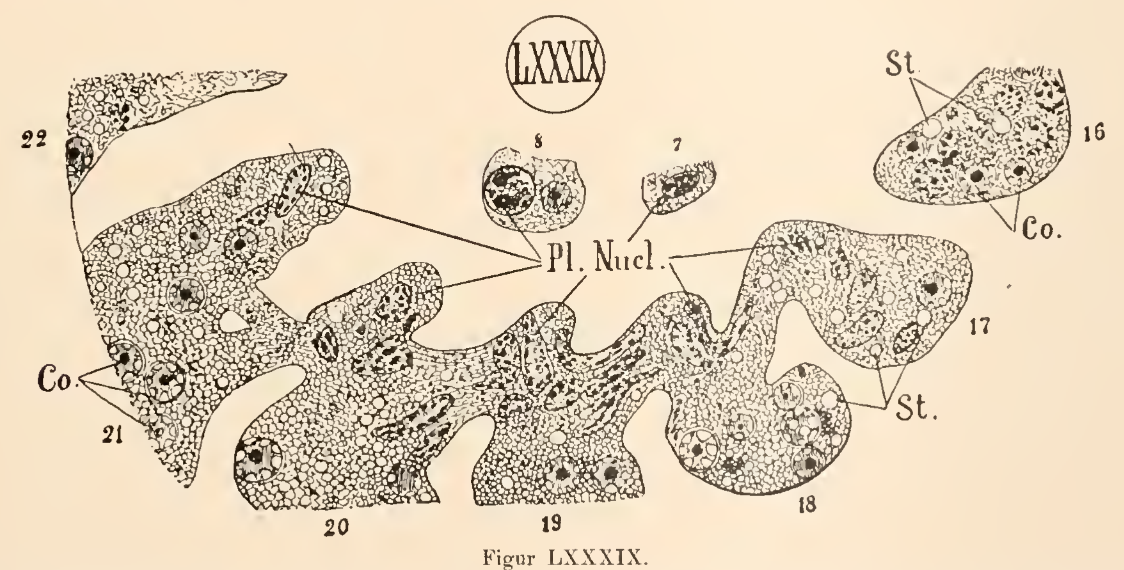
[1]) Nach Lister (**95** p. 430) finden sich diese kleinen Kerne oft als kompakte rundliche Körper, zuweilen aber auch von Vakuolen durchhöhlt. Während sie sich manchmal mit Pikrokarmin leicht färben, erscheinen sie auf anderen Stadien zuweilen gegen diesen Farbstoff so renitent, daß das ganze Plasma überhaupt ungefärbt bleibt, da ja auch der Prinzipalkern, der auf den betreffenden Stadien schon zerfallen ist, fehlt.

[2]) Auf dem Transport nach den Endkammern hin, der in rascher Strömung geschieht, zeigen die für die Bläschenkerne bestimmten Chromatinpartikelchen längliche Formen und sind von einem helleren Hof umgeben. Vielleicht sind auch die Taf. XXXVIII Fig. 10—12 für *Pullenia obliquiloculata* abgebildeten kommaförmigen Körperchen (*kf. K.*) als solche längliche Bläschenkernkandidaten aufzufassen.

[3]) Der Durchmesser der Äquatorialplatte dieser Kerne mißt bei *Peneroplis* 1 μ; die Spindelachse bei größter Ausdehnung 1,25—1,33 μ (Winter **07** p. 92).

4. Die Pluralnuklei und sonstige Kernverhältnisse der mikrosphärischen Individuen[1]).

Die aus der Konjugation zweier Schwärmsporen entstammenden mikrosphärischen Individuen dimorpher Foraminiferen sind durch eine größere Zahl von Kernen ausgezeichnet (Textfig. LXXXIX und Taf. XXXIX Fig. 26), die zwar, von ihrer leichter flüssigen Konsistenz abgesehen, im ganzen an die Struktur des Makronukleus makrosphärischer Individuen erinnern, aber ihrer größeren Zahl entsprechend erheblich kleiner, dabei zugleich aber von sehr ungleichem Durchmesser, sind, und keine »deutlichen«[2]) Chromidien im Zelleib neben sich haben. Ihre Vielheit wird durch direkte Teilungen des durch Karyogamie der Germetenkerne entstandenen Ausgangskernes der Mikrosphäre erzielt. Die direkten Teilungen können entweder nach einem besonderen »multiplen« Typus stattfinden, oder auch hier, wie gelegentlich bei dem Makronukleus (cf. p. 266), aber in viel weitgehenderer Weise, durch Zerreißungen von seiten der Strömungen her vermittelt werden. (Winter **07** p. 95, 97, 98.)



Figur LXXXIX.
Schnittpräparat durch Kammer 7, 8, 16—21 eines nahezu ausgewachsenen mikrosphärischen *Peneroplis*. Zahlreiche Pluralnuklei (*Pl. Nucl.*), zum Teil im Wachstum (Kammer 8 u. a.), zum Teil ausgereift. *Co* = Commensalen; *St* = den Kommensalen entstammende Stärkekörner; Vergr.: Zeiss, Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oe. 4; nach Winter **07** t. 2 f. 16.

Die Zerteilungen und Zerreißungen gehen schließlich so weit, daß aus ihnen die unregelmäßigen chromatischen Körnchen und Stränge entstehen, die wie oben (p. 282) bereits erwähnt, das Plasma der Embryonen diffus durchsetzen. Es ist eben die Aufgabe der Pluralnuklei, die diffuse Chromatinmasse für die Embryonen der makrosphärischen Generation zu liefern.

Die multiple Kernvermehrung, die weiter unten pag. 289 für die Calcitubakerne referiert werden wird, scheint nach Winters (**07** p. 95) Erfahrungen an *Penerophis* »der Ausdruck

[1]) Außer der aus dem Text ersichtlichen Literatur ist auch Hofer (**90** p. 149) zu nennen, der bei *Polystomella* einen Teil der Kerne in eine Unmenge kleiner Körner zerfallen fand.

[2]) Winter (**07** p. 93) fand, daß bei *Peneroplis* gelegentlich auch einzelne Stellen des Protoplasmas Chromatinfarbstoffe annahmen, ähnlich einem kleinen lokalisierten Chromidialnetz.

einer Verteilung vollständig herangereiften Chromatins« zu sein. Während nämlich die Pluralnuklei in den älteren zentralen Kammern aus unregelmäßig verzerrten Brocken und Strängen bestehen, kugeln sich diejenigen, die in der Kammerreihe mehr und mehr nach dem Wachstumsende vordringen, unter gleichzeitiger Vergrößerung ab[1]) (cf. auch die auf unserer Tafel XXXIX Fig. 26 abgebildete *Polystomella crispa,* sowie Lister **95** f. 6, 7) und zeigen dabei vielfach die Schaudinnsche Multipelteilung[2]).

Erst später, wenn zur Reifezeit die Embryonenbildung vorbereitet wird, »runden sich zuzeiten der Ruhe auch in den Zentralkammern« die Pluralnuklei mehr ab und »zeigen den Werdegang der multiplen Kernvermehrung in primitiver Form (vgl. auch Textfig. LXXXIX)«.

Nicht unerwähnt darf bleiben, daß bei der schließlichen Umwandlung der durch die Multipelteilung oder Zerreißung vermehrten Pluralnuklei zum diffus verteilten Chromatinzustand eine große Menge Plastin verloren geht und auch einzelne der Pluralnuklei in toto unter Umständen schrumpfen und zugrunde gehen[3]) (Winter loc. cit. p. 96, 97, 100).

Auch die mikrosphärische Generation braucht also bei ihrer Embryonenbildung nicht die gesamte Kernmasse auf, sondern schaltet nicht näher bestimmbare Kernbestandteile bei dem Übergang zur nächsten Generation ebenso aus, wie die makrosphärische Generation, wenn letztere zur Zeit der Schwärmerbildung ihren Prinzipalkern oder Makronukleus zerfallen läßt. Inwieweit sich aber die in beiden Fällen ausgeschalteten Kernbestandteile physiologisch einander entsprechen mögen, oder in welchem Maße sie voneinander verschieden sind, muß zurzeit unentschieden bleiben, so nahe auch die Annahme liegt, daß in beiden Fällen die vegetativen Kernbestandteile ausgeschaltet und die generativen, d. h. propagatorischen Kernkonstituenten, an die nächste Generation weitergegeben werden — eigentlich nur eine umschreibende Vermutung, aber doch eine solche, die der naheliegenden Hypothese huldigt, daß der Kern sonderungsfähige Bestandteile enthält, die einerseits dem Betriebsstoffwechsel, andererseits dem propagatorischen Baustoffwechsel[4]) vorwiegend oder ausschließlich dienen.

Auch die starke Zerteilung der Kernsubstanzen auf die Pluralnuklei innerhalb der mikrosphärischen Weichkörper darf wahrscheinlicherweise nicht in zu schroffen, prinzipiellen, theoretisch etwa besonders wichtigen, Gegensatz zu dem Auftreten des Makronukleus bzw. Prinzipalkernes innerhalb der mikrosphärischen Weichkörper gesetzt werden, denn es ist sehr wahrscheinlich, daß die weitgehende Zerreißung der Pluralnuklei ausschließlich ihrem viel flüssigeren Zustand zugeschrieben werden muß, der von Winter (**07** p. 97) besonders betont und in ansprechender Weise auch in solchem Sinne zur Deutung der Zerflatterung der Kernsubstanzen verwertet

---

[1]) Die Kerne der äußeren Kammern sind nicht nur, wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, größer als diejenigen der inneren Kammern, sondern sie sind auch meist in ihrer Entwicklung voraus; ein Umstand, der die Kombination der Stadien wesentlich erleichtert (cf. Schaudinn **95**b p. 93).

[2]) »Das Material zu diesen größeren Kernen wird teils von den in den Zentralkammern reichlich verteilten kleinen heranwachsenden Chromatinbröckchen nachgeliefert, teils stammt es aus Kernen, die durch die Strömung zerfielen.« (Winter **07** p. 96.)

[3]) Es erinnert dies an die Chromatine des Chromidialapparates lebhaft funktionierender Gewebezellen, deren bedingungsweisen Zerfall Goldschmidt (**04** p. 15) konstatiert hat; cf. auch R. Hertwig **07** p. 5.

[4]) Vgl. R. Goldschmidt **04** p. 71; jedoch vor Allem auch R. Hertwig **07** p. 7—21.

wird[1]). Diese leichtflüssigen Kernmassen können nicht in gleichem Maße wie der dickflüssigere Makronukleus der makrosphärischen Generation den Strömungspressungen des Plasmas Widerstand leisten, sie werden auf die oben (p. 266) angegebene Weise besonders leicht auseinandergezerrt. Man muß hierbei in Rücksicht halten, daß unsere bislang referierten, genaueren Kenntnisse über die Kernverhältnisse der mikrosphärischen Generation seither ganz ausschließlich auf das Verhalten von *Polystomella* (Lister **95**; Schaudinn **95**b und **03**), *Orbitolites* (Lister **95**) und *Peneroplis* (Winter **07**) gegründet waren. Diese repräsentieren aber gerade solche Formen, die durch die Zerfällung ihrer Mündung in eine Reihe von Mündungsporen (cf. p. 125, 129) die Passage von Kammer zu Kammer auf minimale Durchlässe zusammengeengt haben, und die darum auch mehr als alle andern durch Strömungspressungen ihr flüssigeres Kernmaterial auseinandergerissen haben müssen. Es bleibt somit a priori möglich, daß bei anderen Foraminiferen, die weitere Kammerpassagen besitzen oder bei denen vielleicht die Plasmaströmung weniger stark ist, eine ähnliche Kleinzerreißung des leichterflüssigen Kernmaterials der mikrosphärischen Generation entweder ganz unterbleibt oder doch nur in weit geringerem Maße statthat, so daß auch die mikrosphärische Generation unter geeigneten Bedingungen eine einheitliche kompakte Kernmasse, einen prävalenten Nukleus also, besitzen oder doch wenigstens weit größere Kerngebilde aufweisen kann, als sie die seither untersuchten Formen bieten. So hat Lücke (**10** p. 35) neuerdings die von mir früher (Rhumbler **94** p. 512—550) aufgestellte Reihe der Kernstadien von *Saccammina sphaerica* an neuem Material, mit der neuen Kenntnis vom Dimorphismus ausgestattet, in zwei Reihen auseinanderzudeuten vermocht, deren eine zur Embryonenbildung, deren andere offenbar aber zur Schwärmsporenbildung führt. Die eine Reihe[2]), welche mit der Embryonenbildung endet, und die darum den Kernverhältnissen der mikrosphärischen Generation polythalamer Formen entspricht, zeichnet sich auch hier durch einen wenigstens zeitweise besonderen Flüssigkeitsreichtum aus. Die gesamte Kernmasse bleibt aber trotz dieses Flüssigkeitsreichtums die weitaus längste Zeit hindurch, nämlich bis zur Abgabe der Chromatinmassen in den Zelleib hinein als einheitlicher prävalenter Nukleus bestehen, der erst später bei der Chromatinabgabe (für die Embryonen) zunächst kleiner wird und schließlich noch vor der Ausbildung der letzten Embryonen, die hier schubweise erzeugt werden, gänzlich verschwindet, ohne daß vorher von Kernzerreißungen die Rede wäre. Es lassen sich tatsächlich für derartige Zerreißungen bei *Saccammina* auch gar keine mechanischen Anlässe finden, denn

[1]) »Diese Art der Teilung der Kerne ist also eine passive. Sie ist gleich einer Zerschneidung unter Regeneration der einzelnen Stücke. Wer einmal Strömungen in einer Foraminifere beobachtet hat und dabei gesehen, mit welcher Gewalt das Plasma durch die Kammerverbindungsgänge hindurchgepreßt wird, um auf der anderen Seite fontänenartig zu zerstieben, dem wird eine Zerteilung der erwähnten Art leicht verständlich sein. Auch eine Zerteilung eines Kernes, wie sie Lister (**95** t. 6 f. 11 a—c) als »sections through a dividing nucleus« abbildet, ist eine Teilung durch Plasmagewalt; unter Umständen mit nachherigem Wiederaneinanderpressen, aber nicht eine Kernteilung im Sinne einer selbständigen hantelförmigen Durchschnürung.« (Winter **07** p. 97, 98.)

[2]) Sie enthält die von mir beschriebenen Stadien I—III, springt dann auf das Stadium VII über, um dann auf das Stadium V und schließlich, vor dem Übertritt der Chromatinsubstanzen in den Zelleib hinein und dem gänzlichen Schwund des Kernes, auf das am häufigsten Stadium IV meiner Nomenklatur unter Größenreduktion abzuschwinden. Auf die einzelnen Stadien hier näher einzugehen, würde zu weit führen; sie können in meiner *Saccammina*-Monographie (Rhumbler **94** a) nachgesehen und mit Lückes Vermutungen verglichen werden.

in dem kugligen Hohlraum der Schale hat hier der Kern Platz genug, um von Strömungspressungen unbehelligt zu bleiben, und zudem ist er auch von einer deutlichen Membran umgeben, die ihn vor anschlagenden Strombahnen schützen muß (cf. Rhumbler **02**a p. 339, 340).

Ganz auf dieselbe Weise scheint auch erklärlich, daß ich in sämtlichen halberwachsenen und älteren (mehreren Hunderten von) Globigerinen und Pulvinulinen, die ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, stets prävalente Nuklei angetroffen habe. Auch nicht ein einziges Exemplar der genannten Kategorien mit Pluralnuklei ist mir zu Gesicht gekommen: obgleich ich nicht annehmen kann, daß nur makrosphärische Exemplare in meinen Präparaten vorhanden waren. Nur in den jugendlichen Erstlingsstadien von Globigerinen (Taf. XXXII Fig. 1, 2 Chr.) ließen sich mehrere Chromatinpartien in kugligen Abformungen erkennen, die nahe legen, daß die späteren prävalenten Nuklei der halberwachsenen und älteren Formen auch hier nach dem Modus der Prinzipalkernbildung durch Verschmelzung ursprünglich gesonderter Kernbestandteile entstehen. Nachdem der prävalente Nukleus — gleichviel, ob in einem mikro- oder makrosphärischen Individuum — erst einmal entstanden ist, bleibt er die längste Lebenszeit hindurch in der Einzahl erhalten, denn bei den Globigerinen und Pulvinulinen sind die Kammermündungen so groß (cf. p. 220, 221), daß unter gewöhnlichen Umständen ein zwingender Anlaß zu einer Kernzerreißung fehlt.

Gewiß ist es ein glücklicher Zufall gewesen, als Formen mit engen Kammerpassagen zur Untersuchung kamen, weil durch sie zuerst die Aufmerksamkeit auf die Verschiedenartigkeit der Kernverhältnisse gelenkt und so an dem Kernmaterial eine dem Schalendimorphismus parallel gehende verschiedene kerngeschichtliche Laufbahn der beiden Generationen nachgewiesen werden konnte; angesichts der besonderen Verhältnisse, welche durch die Mündungsporen aber bei den untersuchten Formen geschaffen sind, scheint es angezeigt, auf das Auftreten des Prinzipalkernes einerseits bei den Makrosphärischen und der Pluralkerne andererseits bei den Mikrosphärischen kein theoretisch durchschlagendes Unterscheidungsmerkmal zu gründen; denn prävalente Nuklei können unter besonders günstigen Umständen auch bei mikrosphärischen (oder bei diesen äquivalenten Individuen monothalamer Formen) auftreten.

Hiermit soll natürlich nicht behauptet werden, daß die Kernmasse der Mikrosphärischen mit derjenigen der Makrosphärischen darum genau identisch wäre[1]); vielmehr deutet ja schon erstens die leichter flüssige Konsistenz der Kernbestandteile innerhalb der Mikrosphärischen auf gewisse Verschiedenheiten von der konsistenteren Prinzipalkernmasse der Makrosphärischen hin; zweitens scheint nach den vorliegenden Untersuchungen der Prinzipalkern der Makrosphärischen immer mit seinen gesamten morphologischen Bestandteilen zu zerfallen, wenn die extranukleären Chromidien die Kerne für die Schwärmer herstellen, während ein eventueller prävalenter Nukleus der mikrosphärischen Generation seine morphologischen Bestandteile noch an das Zellplasma bei beginnender Embryonenbildung abzugeben hat und wahrscheinlich viel

---

[1]) Nur der Schluß: »bei den Mikrosphärischen zahlreiche Pluralkerne, bei den Makrosphärischen »ein« Prinzipalkern« wäre abzuweisen und wäre etwa in folgender Weise abzuändern: bei den Mikrosphärischen unterbleibt meist — aber nicht immer — die Ausbildung prävalenter Kerne, weil die leichterflüssige Kernmasse der Mikrosphärischen ganz besonders leicht von den plastischen Strömungspressungen der Plasmazirkulation zu Pluralkernen auseinandergerissen wird.

geringere Substanzmengen zum Ausschaltungszerfall kommen läßt. Drittens aber dokumentiert sich die Verschiedenheit der chromatischen Verhältnisse innerhalb der Makrosphärischen und Mikrosphärischen am auffälligsten und wohl auch am bedeutsamsten darin, daß die bläschenförmigen Chromidialkerne auf den Endstadien der Makrosphärischen eine (manchmal oder immer (?) zweimalige) karyokinetische Teilung durchlaufen, ehe sie zu den Kernen der Schwärmsporen werden, während die Derivate der Pluralnuklei bzw. diejenigen eventueller mikrosphärischer Prävalenzkerne sich durch einfache Zerfallsteilung vermehren, die sich nach Winters Erfahrungen (cf. p. 285) günstigenfalls nach dem Schaudinnschen Multipeltypus — auf keinen Fall aber, wenn nicht aller Anschein trügt, auf ausgesprochen karyokinetische Weise — abspielt.

5. Die Nukleiten der *Calcituba* und die Schaudinnsche Multipelteilung derselben.

Als Nukleiten bezeichne ich Kerne, die in relativ großer Zahl und in entsprechender Kleinheit in solchen Foraminiferen vorkommen, die wegen der Größe und der Entstehungsgeschichte ihrer Embryonalkammer nicht als Mikrosphärische angesehen werden dürfen.

Man könnte sie nach ihrem Aussehen, nach ihrer Anzahl und nach ihrer Kleinheit, die aber auch hier reichliche Durchmesserverschiedenheiten zuläßt (cf. p. 285), als Pluralnuklei nicht mikrosphärischer Individuen bezeichnen, wenn ihre Herkunft nicht eine abweichende wäre; sie sind nämlich nicht, wie die Pluralnuklei der Mikrosphärischen, die Abkömmlinge eines durch die Konjugation zweier Schwärmsporen hergestellten Kopulationskernes, sondern sie sind in der gleichen Form, in der sie in einem untersuchten Individuum angetroffen werden, diesem von der vorwärtigen Generation überliefert worden und werden in derselben Form auch an die nachwärtige Generation weitergegeben, nur daß sie dabei wachsen und sich vermehren, um größere Nachkommenzahlen mit gleichem Kernmaterial auszustatten. Da sie keine differenzierte Chromidien im Zelleib neben sich haben, da die sie beherbergenden Individuen außerdem nicht ohne weiteres Schwärmsporen mit Kernen auszustatten vermögen[1]), kann man die Nukleiten auch nicht schlichtweg als kleingeteilte Makronuklei bzw. kleingeteilte Prinzipalkerne ansehen; daher ihre besondere Bezeichnung: sie entsprechen augenscheinlich kleingeteilten Totalnuklei (cf. p. 262).

Die Nukleiten und ihr Entwicklungsgang sind für *Calcituba polymorpha* Roboz von Schaudinn (**95** p. 224—230 und **94** p. 163) so klar und lückenlos beschrieben, daß eine Umdeutung seiner Befunde auf Partialkerne[2]) und Chromidien ganz ungerechtfertigt wäre, obschon seine diesbezüglichen Mitteilungen aus vorchromidialen Zeiten stammen. Der Entwicklungsgang der Nukleiten ist folgender.

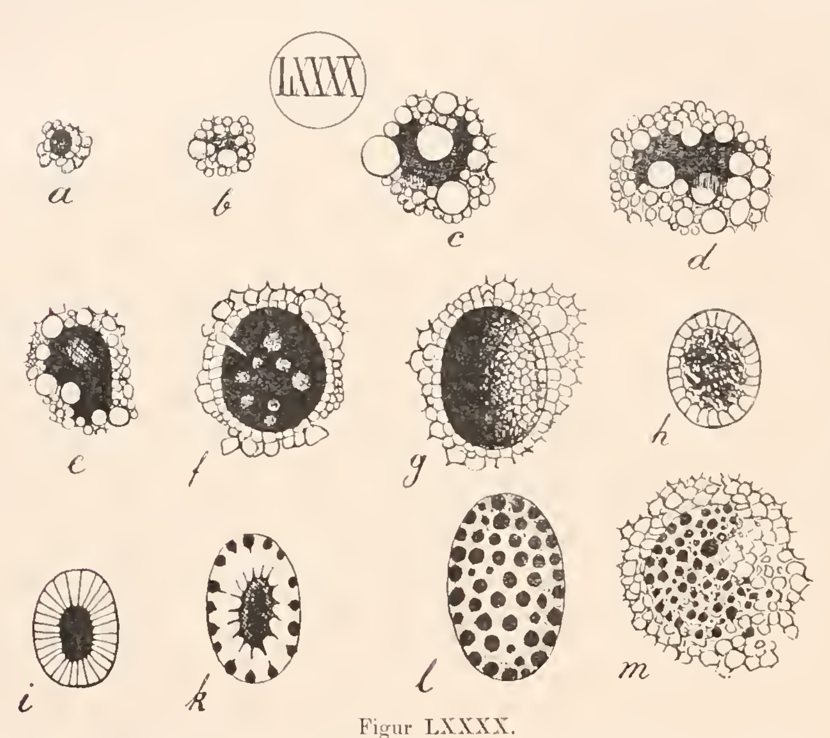
Die Ausgangszustände führen homogene[3]), nur 2—10 μ große Kerne vor, die noch keinerlei Membran besitzen; sie sind zuweilen kuglig (Textfig. LXXXX a); öfter aber am Rande

[1]) Bei der allgemeinen Verbreitung der Schmärmsporenbildung unter den Foraminiferen ist anzunehmen, daß auch die Nukleiten führenden Generationen über kurz oder lang durch besondere Vorgänge Schwärmer zu erzeugen vermögen, doch fehlen bis jetzt hierüber einschlägige Beobachtungen.

[2]) D. h. Kerne, die nicht alle Kernstoffe in sich enthalten, sondern einen Teil derselben extranukleären Chromidien überlassen haben (cf. p. 262 Fußnote 2).

[3]) Schaudinn bezeichnet die stark färbbare homogene Ausgangssubstanz als Chromatin, ich möchte sie aber wegen der unverkennbaren Analogie des Multipeltypus mit den Kernen der Textfiguren LXXXV und LXXXVI für eine chromatinreiche Amphisubstanz halten, die erst nach dem Eintritt von Zelleibflüssigkeit Chromatin und Linin zur Differenzierung bringt.

durch Plasmavakuolen zackig ausgebuchtet (Textfig. LXXXX *b—e*), die in den Kerninhalt hineingedrängt werden, und die schließlich die stark färbbare Ausgangssubstanz so stark durchsetzen, daß ein alveolides Schaumwerk entsteht, in welchem die stark färbbare Substanz die Schaumwände, die eingedrungenen aus dem Plasma stammenden Vakuolen aber als Kernsaft den Inhalt der Schaumkammern vorstellen (Fig. *e—g*). In diesem schaumigen Zustand bilden die Kerne eine Membran aus, und die Wandmasse des Schaumes läßt deutliche Chromatinkörnchen erkennen; das homogene Aussehen der färbbaren Substanz des Ausgangszustandes hat also jetzt aufgehört und ist einer Körnchenstruktur der chromatischen Konstituenten gewichen. Hierauf wird nun das feinkörnige Chromatin an einer Stelle, meist im Zentrum, lokalisiert, d. h. dichter zusammengehäuft (Textfig. LXXXX *h*, *i*). »Es entstehen größere Brocken von unregelmäßiger Gestalt, welche das vakuoläre Gerüstwerk im zentralen Teil undeutlich machen. Um so deutlicher tritt aber die periphere Alveolarschicht hervor, weil sämtliches Chromatin aus ihr entfernt und nach dem Zentrum zusammengezogen wird (Fig. *h*). Die Zusammenziehung des Chromatins schreitet so lange fort, bis im Zentrum schließlich ein solider strukturloser, scheinbar nur aus Chromatin bestehender Klumpen liegt«. Die Alveolarschicht hat bei diesem Vorgang eine Umwandlung erlitten, es sind nämlich an die Stelle der mit Flüssigkeit gefüllten Waben, jedenfalls unter Einreißen der Wände und Stehenbleiben der Kanten des Wabenwerks Fäden getreten (Textfig. LXXXX *i*). Es ist hiernach ein Kernstadium erreicht, das zentral einen soliden Kernsubstanzklumpen enthält, von dem aus radiär nach allen Richtungen achromatische Lininfäden ausgehen, die an der Membran inserieren. »Nun beginnt die gleichmäßige Zerteilung des zentralen Klumpens: kleine Brocken lösen sich von ihm los und begeben sich auf der Bahn der achromatischen Fäden an die Membran, wo sie an den Fadenanheftungsstellen zu kugligen Klumpen verschmelzen (Textfig. LXXXX *k*). Auf diese Weise wird die ganze zentrale Substanzmasse in zahlreiche peripher gelegene Teilstücke zerlegt« und es ergibt sich als Endresultat ein Kern, welcher an der Innenfläche der Kernmembran eine große Anzahl kompakter kugliger Körper von starker Färbbarkeit in gleichmäßiger Verteilung trägt, während die zentrale Partie nur von farblosem strukturlosem Kernsaft erfüllt ist (Textfig. LXXXX *l*). Auf diesem Stadium finden sich die größeren Kerne, die einen Durchmesser



Figur LXXXX.
Die Multipelteilung der *Calcituba*-Nukleiten; weitere Erklärung im Text; Vergr.: 1500 : 1; nach Schaudinn **95** t. 15 f. 38—44, 53, 55, 56 und **94** p. 164 f. 5, 6.

von 10—35 μ erreicht haben. Durch Auflösung der Membran werden die peripheren Kugeln frei, treten in das Plasma über und stellen wiederum die homogenen Ausgangszustände dar, mit deren Beschreibung die Schilderung der multiplen Teilung begonnen wurde (vgl. Textfig. LXXXX *m* mit *a*).

Die in dieser Weise der Vermehrung anheimfallenden Nukleiten werden in wechselnder Zahl und auf ganz verschiedenen Stufen ihrer Entwicklung über kurz oder lang den aus der Mutterschale auswandernden Plasmateilen mitgegeben, in welche die Mutter unter besonderen Anlässen (Hunger) oder zu Vermehrungszwecken zerfällt. Sie liefern also das Kernmaterial für die »Plasmodien« — so benennt Schaudinn bekanntlich die auswandernden Plasmateile —, die dann kürzere oder längere Zeit nach ihrer Auswanderung neue Schalen abscheiden und zu selbständigen Individuen werden.

Die Eigenart der Vorgänge bei der Plasmodienbildung fordert eine besondere Bezeichnung für die aus ihr hervorgehenden Schalenträger, denn als makrosphärische Individuen lassen sie sich nicht ohne weiteres auffassen, da eine Trennung von Makronukleus und zu echter Karyokinese befähigten extranukleären Chromidien hier nicht besteht. Sie mögen in der Bezeichnung als »plasmodiosphärische« Individuen oder ihre Schalen als »plasmodiosphärische« Schalen an ihre besondere Entstehungsweise erinnern.

Es ist nicht unwahrscheinlich, daß derartige plasmodiosphärische Individuen und Generationen auch sonst noch unter den Foraminiferen vorkommen; so wenig Sicheres hierüber zurzeit auch zu sagen ist.

Schon Schaudinn (**95** p. 96) stellte fest, daß bei *Polystomella* in makrosphärischen Individuen in seltenen Fällen die Bildung eines Prinzipalkernes unterblieb; »es vermehrten sich die Chromatinbrocken selbständig und es wurden dann keine Schwärmer, sondern wieder Embryonen gebildet«, diese Embryonen, die in makrosphärischen Individuen erzeugt werden, möchte ich den *Calcituba*-Plasmodien homolog und sie demgemäß für die Begründer von plasmodiosphärischen Schalen halten [1]). Auch die bereits oben (p. 280) genannten 21 Fälle, in denen Lister (**95** p. 425, 428) in megalosphärischen Schalen der *Polystomella* mehrere Kerne auffand [1]) sowie die p. 279 behandelten, an die Multipelteilung der *Calcituba*-Nukleiten erinnernden, Kernteilungsbilder bei *Truncatulina lobatula* (Textfig. LXXXVI) könnten möglicherweise mit der Erzeugung von Plasmodien und ihrer Nukleiten im Zusammenhang stehen. Bei der Plasmodienbildung gibt der Kern keine eigentlichen Chromidien für die Schwärmerbildung ab, er büßt darum auch seine Fähigkeit zur Lininbildung (cf. p. 278) und zur Selbstteilung nicht ein; er vermehrt sich also in eine sonst für makrosphärische Exemplare ungewöhnliche Zahl von Kernen, d. h. von Nukleiten, die dann, nachdem sie mehr oder weniger kleingeteilt sind, den auswandernden Plasmodien mitgegeben werden können (vgl. auch *Patellina* bei Schaudinn **95**a p. 183).

Auf die gleiche Weise können wohl auch die bereits von Lister (**95** p. 444) für *Orbitolites* namhaft gemachten Schalengenerationen, die mit einer Makrosphäre ausgestattet wiederum Tiere mit großen Embryonalkammern hervorbringen, als plasmodiosphärische Nachkommenschaft erzeugende Tiere, allerdings aber als solche vermutet werden, deren Plasmodien bereits innerhalb des Muttertieres ihre Schalen bilden, so daß hiernach mehrere Generationen mit großer Embryonalkammer hintereinander folgen würden, deren letzte dann wohl schließlich durch Abgabe von Chromidien und eventueller Herrichtung eines Prinzipalkernes (vgl. Textfig. LXXXXI *D*) und schließlich durch nachfolgende Schwärmerbildung sich als echte Makrosphärische und Erzeugerin der Mikrosphärischen dokumentieren würde, während die vorangegangenen eigentlich als

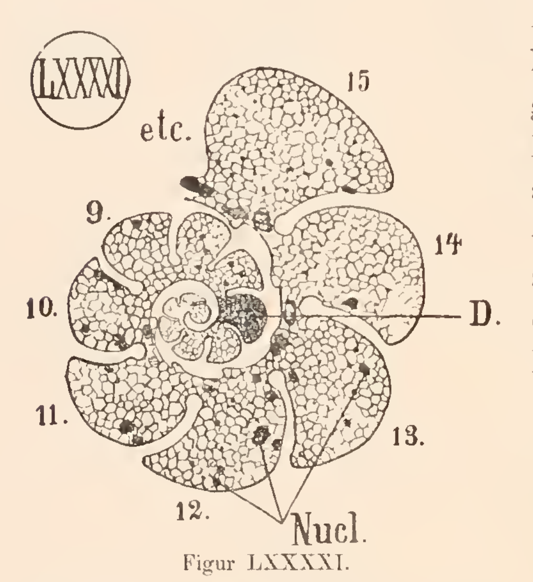
---

[1]) Die Plasmodien würden hier allerdings schon vor ihrem Austreten aus der Mutterschale ihre eigene neue Schale zu bilden haben; doch kann eine derartige Annahme keine Schwierigkeiten machen, da ja auch die Embryonen ihre Schale zu sehr verschiedener Zeit, bald innerhalb bald außerhalb der Mutter zur Abscheidung bringen, so daß es auch sonst auf zeitliche Verschiebungen nicht anzukommen scheint.

pseudomakrosphärische[1]), d. h. in unserem Sinne als plasmodiosphärische Individuen zu deuten wären. Da die Plasmodien der *Calcituba* sehr verschiedene Größe aufweisen, ließe sich auf diese Weise auch verstehen, warum bei einzelnen Arten die Größenunterschiede von Mikrosphären und Makrosphären keine so scharfe Grenze aufweisen wie bei andern.

Wo die Durchmesserwerte von Makro- und Mikrosphären graduell aneinanderschließen zu scheinen (*Polystomella* Schaudinn **95** p. 94: *Discorbina* Lister **03** p. 124), da können sich eben die plasmodiosphärischen Individuen, die Grenze verwischend, dazwischengedrängt haben. Nach unseren früheren Erörterungen über die Mechanik der Schalenbildung mikro- und makrosphärischer Schalen (p. 188) läßt sich ja ohne weiteres erwarten, daß die Plasmodien eine den Makrosphärischen entsprechende Schale aufbauen werden, sobald ihre Ausgangsgröße derjenigen der Makrosphäre entspricht[2]). An der Schale allein wird sich also ihre eventuell plasmodiosphärische Natur in der Regel schwerlich feststellen lassen; nur die Nukleiten bzw. das Fehlen von Chromidien werden sie als solche verraten können.

Am wenigsten zweifelhaft scheint mir das Vorkommen plasmodiosphärischer Zwischengenerationen bei *Discorbina globularis* d'Orb, von der Schaudinn (**94** p. 162) angibt, daß die Embryonen meist einkernig, doch auch »zwei- bis vierkernig« auftreten, so daß auf die Existenz von Nukleiten geschlossen werden kann — zumal sie sich ganz nach dem Multipeltypus vermehren, der allerdings hier nur wenige, aber größere Tochterkerne bildet (Schaudinn **95**a p. 189) — und bei der andererseits eine scharfe Größengrenze zwischen Makro- und Mikrosphären fehlt (Lister **03** p. 124), offenbar weil sich die Plasmodiosphären mit ihrem wechselnden Durchmesser zwischen sie einschieben[3]). Ebenso möchte ich die in einem optischen Schnitt wiedergegebene *Truncatulina lobatula* Textfig. LXXXXI für ein Plasmodiosphären erzeugendes Exemplar halten, das eine große Zahl von Nukleiten enthält, denn es kann sicher nicht als mikroskophärisch betrachtet werden, da seine Embryonalkammer 24 μ im Durchmesser mißt, während einer Mikrosphäre nur ca. 10 μ zukommen (cf. p. 280). Die Entstehung dieser wahrscheinlichen Nukleiten wird auf die an die Multipelteilung erinnernden Kernzustände zurückzuführen sein, die oben p. 279 Textfig. LXXXVI beschrieben wurden und die sich in einem anderen — sicher nicht mikrosphärischen — Exemplar von wohl zufällig genau gleichem Durchmesser der Embryonalkammer fanden.



Figur LXXXXI.
Optischer Paramedianschnitt einer wahrscheinlich plasmodiosphärischen *Truncatulina lobatula* (W. et J.) mit Nucleiten (*Nucl.*). In der 6. Kammer findet sich eine Dunkelung (*D*), vielleicht der Beginn einer Prinzipalnukleusbildung (Boraxkarmin). Das Plasma sehr schön wabig. Durchmesser der Embryonalkammer = 24 μ; Vergr.: ca. 100:1.

Von allgemeinem, theoretischem Interesse erscheint unter Schaudinns (**95** p. 222, 223) Mitteilungen über die *Calcituba*-Nukleiten die Feststellung, daß die Multipelteilungen ganz un-

[1]) Bei der Unsicherheit der Sachlage sind die betreffenden Zwischengenerationen mit großer Embryonalkammer oben (p. 184) noch als makrosphärische bezeichnet.

[2]) So erwähnt Schaudinn (**95** p. 197 t. 14 f. 4), daß die aus kleineren kugligen Plasmodien entstehenden *Calcituben* eine auffallende Ähnlichkeit mit den Zentralkammern der Milioliden-Makrosphären besitzen.

[3]) Schaudinn (**95** p. 189) hat zwar bei *Discorbina* keinen Schalendimorphismus nachzuweisen vermocht (cf. p. 190); Lister (**03** p. 124) fand später aber Exemplare (mit sehr kleiner Embryonalkammer und Pluralkernen), die er für mikrosphärische halten mußte, obgleich sie mit den megalosphärischen durch dazwischenliegende Embryonalkammergrößen vermittelt schienen.

abhängig von den Zuständen verlaufen, welche zur Vermehrung des Plasmakörpers führen. Schaudinn fand nämlich, daß die auswandernden Plasmodien mit einer äußerst wechselnden Anzahl von Nukleiten verschiedener Ausbildung ausgestattet sein können; jedes feste Verhältnis von Kernzahl und Kernzustand einerseits und Zustand der Weichkörper der Plasmodien andererseits scheint hier zu fehlen. »Diese Variabilität der Kernverhältnisse bei den Plasmodien macht nun die Vorstellung, daß der Kern bei der Teilung des Plasmas innerhalb der Kammer als Attraktionszentrum fungiert, unmöglich; um so mehr als auch hier (ähnlich wie bei der Kammergröße, Ref.) die Zahl der Kerne unabhängig von der Größe der Plasmodien, das heißt der Masse des abgeschnürten Plasmas ist«[1]. Zu erwähnen ist ferner, daß Schaudinn (loc. cit. p. 199) die zuweilen recht großen, auswandernden Plasmodien mehrmals mit dem Messer in zwei Teile schnitt oder daß beim Herausholen mit dem Glasrohr große Plasmodien in mehrere Stücke zerfielen, und daß alle größeren »kernhaltigen« Teilstücke sich hiernach ebenso zu Calcituben entwickelten wie die ganzen unversehrten Plasmodien. Wir können also sagen, die Nukleiten sind zwar zur normalen Weiterentwicklung der Plasmodien notwendig, in welcher Zahl und in welcher ihrer möglichen Verfassungen sie aber im speziellen vorhanden sind, das ist für die weitere Entwicklungsfähigkeit der Plasmodien in weitgehendem Grade gleichgültig.

Das Verhältnis der Weichkörperteile zur Schalenbildung.

a) Das Verhältnis der Foraminiferenkerne zur Schalenbildung.

Die relative Länge, welche der voranstehende Abschnitt über die Kernbildungen in diesem Buche angenommen hat, läßt erkennen, wie wenig Einheitliches sich zurzeit noch über die Kernverhältnisse verschiedener Gruppen aussagen läßt; die fortschreitende Erkenntnis wird in dieser Hinsicht durch Fortstreichen von Vermutungen und Einsetzen fixierter Tatsachen mancherlei kürzen können; immerhin scheint auch jetzt schon Einiges klargestellt, das bei Foraminiferenstudien und zum Teil auch vielleicht darüber hinaus bei allgemeineren Fragen mitreden kann.

Für das System der Foraminiferen scheint ein Umsturz der auf Grund des Schalenaufbaues versuchten Aneinanderreihung der Genera, wie sie später gegeben wird, rücksichtlich der Kernverhältnisse kaum in irgend beträchtlichem Grade zu befürchten zu sein; denn die vorwärtigen Zusammenstellungen zeigen, daß das Verhalten und die histologische Ausgestaltung der Kerne viel eher von den Besonderheiten der Schale beeinflußt wird, als daß umgekehrt Besonderheiten der Kerne die Ausbildung der Schale in Mitleidenschaft zu ziehen vermöchten. So können einerseits, wie oben gezeigt wurde, in Schalen mit engen Kammerpassagen größere Kerngebilde zu kleineren zerrissen werden, ohne daß darum durch die Zerstreuung des Kernmaterials der Schalentypus irgendeine wesentliche Veränderung zu erfahren braucht, die sich auf die Zerstreuung des Kernmaterials zurückführen ließe[2]. Andererseits bauen mit verschiedenartigem Kernmaterial und mit Kernmaterial von verschiedenartiger Entwicklungsgeschichte aus-

[1]) Diese Verhältnisse gelten aber nicht für andere Kernarten allgemein. Bei der Embryonenbildung von *Patellina* z. B. steht die Größe der Embryonen im Verhältnis zur Größe der Kerne (Schaudinn **95**a p. 185).

[2]) Eine mikrosphärische *Polystomella* mit ihrem kleingerissenen Kernmaterial bleibt ebensogut eine Rotalide wie jede *Globigerina*, die dank der Weite ihrer Schalenmündungen ihr Kernmaterial nicht in gleicher Weise zerstückt.

gestattete Plasmateile sich in allem Typischen entsprechende Schalenteile auf, sobald die betreffenden Plasmateile nur gleiche Dimensionen besitzen[1]).

Die Größe der arbeitenden Weichkörperteile ist ein viel wichtigerer Faktor für die Herstellung des Schalentypus als die spezielle Beschaffenheit der Kerne; ja die Kernverhältnisse haben überhaupt keinen »direkten« Einfluß auf die Schalenformung; sie fehlen unter den die Schalenbildungsmechanik leitenden Faktoren vollständig (cf. p. 55).

Es ist hier nicht zu übersehen, daß nur ein »direkter« mechanischer Einfluß der Kernmassen auf die Schalenformbildung verneint werden muß, daß sich aber ein indirekter Einfluß derselben auf die Schalenbildung sehr wohl und in klarster Weise Ausdruck dadurch verschafft, daß kernlose Plasmastücke überhaupt keine Schalen aufzubauen noch zu regenerieren in der Lage sind, wie zuerst Verworn (**88** p. 462) für *Polystomella* experimentell nachgewiesen und auch Schaudinn (**95** p. 199) für *Calcituba* bestätigt gefunden hat.

Schon früher[2]) habe ich den Kern wegen seines Verhaltens zur Schalenbildung und bei der Zellteilung als ein Stoffmagazin bezeichnet. Er ist zwar als solches von hoher, ausschlaggebender Bedeutung; er ist aber keine physiologische Maschine, die nur, wie andere Organe und sonstige Präzisionsmechanismen, unter ganz bestimmter Konfiguration ihrer Einzelteile Bestimmtes arbeiten könnte. Dieser Auffassung entsprechend sehen wir den Kern weder bei der Mechanik der Formgestaltung von Schale und Weichkörper noch bei derjenigen der Pseudopodienbildung noch bei irgendeinem sonstigen Lebensvorgang der Foraminiferen eine direkt mechanische Rolle spielen; er wirkt nicht als mechanisches Kraftzentrum (cf. p. 293); er greift vielmehr in kaum zu verkennender Weise nur als chemischer Stofflieferant in die mechanische Arbeit des Zelleibes mit ein — nicht nebensächlich, sondern unseren sonstigen Erfahrungen über die Wichtigkeit des Kernes entsprechend —, wohl durchaus unentbehrlich, indem er mit seinen wichtigen Stoffen die chemische Eigenart der Plasmabestandteile bestimmt, deren Konfiguration dann aber nicht von ihm, sondern von den Kapillaritätskonstanten und chemischen Affinitäten kurz von den chemisch-physikalischen Konstanten dieser Plasmabestandteile selbständig physikalisch-mechanisch geordnet wird.

Man kann sich die Kernmasse in der Zelleibmasse (cf. Strömungen) bis zu feinsten Brocken zerrührt denken, ohne dadurch das typische Weiterleben des betreffenden Individuums für gefährdet halten zu müssen (cf. p. 277); es wird normal weiterarbeiten, sofern nur die Stoffe des Stoffmagazins nicht fehlen, deren Aufstapelungsweise im übrigen keine oder eine doch nur sehr untergeordnete Rolle spielt.

---

[1]) Die mikrosphärischen Individuen der Miliolinen bauen mit ihrem Kernmaterial, das in der vorangehenden Generation während seiner Entwicklung echte Chromidial-Karyokinesen durchlaufen und außerdem eine Kopulation mit einem anderen gleichartigen Kern durchgemacht hat, einen dem makrosphärischen Schalengefüge ganz identischen Schalenanteil auf, sobald sie von ihren kleineren Ausgangszuständen aus erst in die Größenstufe der Makrosphärischen mit ihren so sehr abweichenden Kernverhältnissen eingerückt sind. Die Plasmodien mit ihren Nukleiten bauen Schalen, die bei entsprechender Größe denen der Megalosphärischen (mit ihrem Makronukleus und ihren Chromidien) durchaus ähnlich sind (cf. hierzu auch Schaudinn **95** p. 197).

[2]) Cf. Rhumbler **01**a p. 85—87 und **02** p. 290.

Selbstredend wird die bis zu weitgehendem Grade unschädliche Zerrührbarkeit, wie jede andere Teilbarkeit auch, ihre untere Grenze haben, und es kann aus den vorliegenden Tatsachen nicht etwa geschlossen werden, daß man sich die Kernmasse bis zur Molekulargröße ihrer Bestandteile ohne Schädigungen ihrer Wechselarbeit mit dem Weichkörper zersplittert denken dürfte; aber die Zerrührbarkeit geht außerordentlich weit, bei den Chromidien zeitweise zum mindesten bis zu einer Volumgröße von 1 μ Durchmesser hinab, denn bis zu dieser Größe werden die oben genannten (p. 284) bläschenförmigen Kerne gefunden, die nach ihren karyokinetischen Teilungen die, alle notwendigen Potenzen umfassenden, Kerne für die Schwärmsporen liefern [1]).

Die indirekte Mithilfe der Kernsubstanzen [2]) beim Schalenbau kann in Anbetracht der lückenlos festgestellten Mechanik der Schalenformung (p. 55) nur auf einer chemischen Beeinflussung der Oberflächenenergie (cf. Wi. Ostwald **99** p. 149) der beim Schalenbau aktiv agierenden Zelleibsubstanzen beruhen. Die Oberflächenenergie ist nun aber unter sonst unveränderten Bedingungen von der chemischen Natur der flüssigen Oberfläche abhängig; jede chemische Veränderung im Innen- oder Außenmedium (cf. p. 189, 190) einer flüssigen Oberfläche muß auch die Energie der Oberfläche verändern, und jede Energieveränderung kann bekanntlich direkt, oder, falls es sich um die Zufügung potentieller Energie handelt, auch später in Arbeit umgesetzt werden. Somit treten also die Oberflächenspannungsarbeiten in direkte Abhängigkeit von der chemischen Komposition der lebenden Materie. Mit jeder chemischen Änderung der Oberflächenschicht der kammerbauenden Sarkode kann sich auch der Betrag und die Verteilung ihrer Oberflächenspannungen und ihrer Randwinkel verändern; da nun aber der Kern die chemische Komposition des Plasmas mitbestimmen hilft, so hilft er darum eben auch die Randwinkel und die Größe der Oberflächenspannungen mitbestimmen, die für den Schalenbau maßgebend sind.

Die Zellkernsubstanzen greifen bei den Foraminiferen — wahrscheinlich auch in allen anderen Fällen — chemisch in die mechanische Arbeit (hier mechanisch im Sinne von Substanzverlagerungen und Substanzanordnungen jeder Art genommen) des Zellleibes ein; sie tun dies in denkbar günstigster Weise, weil sich die Oberflächenenergie direkt in mechanische Arbeit (bestimmte Substanzanordnung) umsetzt, ohne erst in Wärme umgesetzt werden zu müssen.

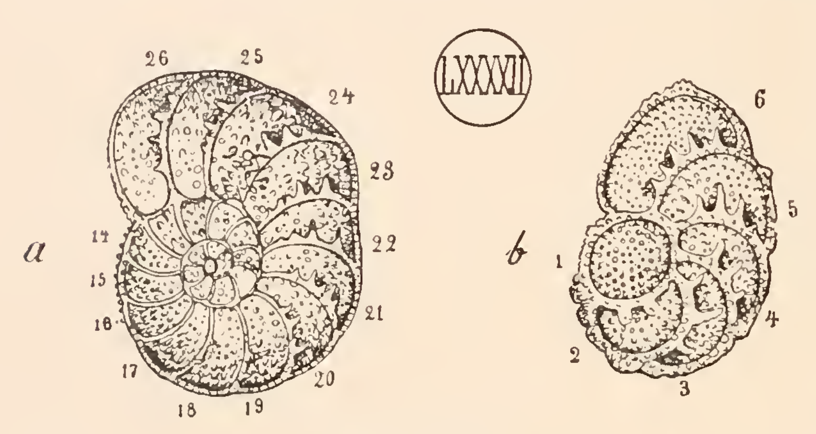
Der Schalenformungsmechanismus ist, soweit die Kernmasse dabei indirekt in Frage kommt, der Hauptsache nach keine Wärmekraftmaschine, sondern eine chemische Oberflächenenergiemaschine.

---

[1]) Setzt man die Minimalgröße, bis zu welcher die Kernmasse im Einzelfalle zersplittert werden kann, ohne daß sie die Fähigkeit zur Lieferung der für das Individualleben des Kernträgers notwendigen Stoffe verliert, als Einheit, so lassen sich die verschiedenen größervolumigen Modifikationen, in welchen die Kernmasse bei den Foraminiferen auftreten kann, als aus einer verschiedenen Zahl solcher Einheiten zusammengesintert ansehen. In dieser Beziehung lassen sie sich dann im Sinne von Hartmann (**09** p. 504) als polyenergide Kerne bezeichnen, bei denen es wenig darauf ankommt, in welchem Zahlenverhältnis die Einheiten zusammenschmelzen oder nach ihrer Bildung im Zusammenhang verharren oder schließlich wie weit sie wieder durch Strömungen auseinandergezogen werden. Ob sich die Energideneinheiten aber an Zentriolen werden abzählen lassen, bleibt zweifelhaft, denn Zentriolen sind bislang bei Foraminiferen nicht gefunden worden.

[2]) Bei den von Verworn (**88** p. 462) ausgeführten Regenerationsversuchen mit *Polystomella* könnte die Frage wichtig werden, ob der Makronukleus oder die Chromidien zur Regeneration befähigen. Es scheint nicht, als ob dem Makronukleus diese Funktionsweise allein ermöglicht sei, denn bei *Orbitolites* liegt der Makronukleus in der Zentralkammer, aber trotzdem regeneriert ein zentralkammerloses Bruchstück mit Leichtigkeit, auch ist es von vornherein unwahrscheinlich, daß Verworn in seinen kernhaltigen Regenerationsstücken gerade immer den Makronukleus oder Teile desselben gefaßt habe.

Der chemischen, sich so zu sagen hinter den Kulissen abspielenden, Beihilfe der Kernsubstanz bei der Schalenausbildung muß es wahrscheinlich auch zugeschrieben werden, wenn die mikrosphärischen Schalen neben den vielen sonstigen Übereinstimmungen mit den makrosphärischen, die beide als zur gleichen Spezies gehörend dokumentieren, doch gelegentlich auch Abweichungen und Besonderheiten zeigen, die nicht mit den verschiedenen Volumenverhältnissen von Mikro- und Makrosphären abgetan sind und für die sich sonstige mechanische Gründe nicht absehen lassen. Zu den bereits oben p. 185 und 186 genannten und erörterten Beispielen möchte ich hier noch die Mitteilung Schaudinns hinzufügen, daß bei *Polystomella* die mikrosphärischen Individuen die charakteristische Schalenskulptur, nämlich die Fortsätze, welche von den Kammerrändern nach rückwärts sich über die nächst vorangehende Kammer schlagen, erst sehr spät zeigen. Meistens kann man sie erst an der zwanzigsten bis fünfundzwanzigsten Kammer finden, während bei makrosphärischen Schalen schon die zweite Kammer diese Fortsätze zeigt (Schaudinn **95** b, p. 94 und unsere Textfig. LXXXXII).



Figur LXXXXII.
Polystomella crispa (*L.*). *a* = mikrosphärisches Exemplar, die Septalstege treten erst von der 20. Kammer (*20*) an deutlich auf der Außenskulptur hervor; Gesamtgröße = 0,318 mm; Mikrosphäre = ca. 10 μ; Vergr.: 137 : 1; *b* = makrosphärisches Exemplar; schon die zweite Kammer (*2*) hat Septalstege; Gesamtgröße = 0,252 mm; Makrosphäre = 60 μ; Vergr.: 157 : 1; Mittelmeer, Corsika.

Es läßt dies darauf schließen, daß die aus der Kopulation der Schwärmsporenkerne hervorgegangene Kernmasse der Mikrosphärischen anfänglich noch nicht die genau gleichen Plasma-Anomogenitäten induziert, wie späterhin, wenn sie unter Verteilung auf die Pluralnuklei älter geworden ist. Die Kernmasse als Stofflieferantin scheint hier einen Entwicklungsgang durchzumachen, der sie erst allmählich zu einer der Kernmasse der Makrosphärischen durchaus konformen Lieferungs- und Wirkungsweise hinführt, sobald nur erst der mikrosphärische Weichkörper die Größenstufe der Makrosphären erreicht hat. Sie kann, wie oben gezeigt wurde (p. 186), während dieses Entwicklungsganges sogar dem Erstlingsteil der Schale einen gewissen phylogenetischen Elan mitteilen, der den makrosphärischen Individuen fehlt. Die auf geschlechtlichem Wege erzeugten Mikrophärischen erscheinen hiernach mit ihren anfänglich geordneten streng normierten Kernverhältnissen als Produkte eines Entwicklunggangες, während die makrosphärischen und plasmodiosphärischen Individuen mit ihren ungeordneteren, variableren Kernzuständen bloße Teilungsprodukte des Muttertieres vorstellen, und als solche die Organisationsbeschaffenheit, welche die mikrosphärische Generation allmählich entwickelt hat, durch ihre eigenen Generationen weitertragen, ohne zu dieser Organisation namhaft Neues hinzuzufügen[1]).

[1]) Auf die Parallele, die hierdurch zum Generationswechsel der Metazoen entsteht, wurde bereits p. 186 aufmerksam gemacht. Man vgl. auch Lister **97**.

b) Das Verhältnis des Zelleibplasmas zur Schalenbildung.

α) Mündungsstrangplastik[1]).

Während die mechanischen Faktoren, welche dem die Schale aufbauenden Weichkörper bei seiner Bautätigkeit zur Verfügung stehen, bereits oben (p. 50—66) eine eingehende Behandlung erfahren haben und nachdem auch im vorausgegangenen Abschnitt der indirekten Einwirkung des Kernes bei den Bauvorgängen ihr Recht geworden ist (p. 293—296), soll hier nur noch dasjenige nachgetragen werden, was sich an die nunmehr erörterten (p. 233—293) Verhältnisse des Weichkörpers anschließen oder noch etwas spezieller ausführen läßt.

Bei den früheren Erörterungen (p. 50—66) über die Mechanik des Kammeraufbaues wurde die Anomogenität verschieden gelagerter Sarkodeanteile, welche sich in der Verschiedenheit der Kammerrandwinkel an nicht homologen Schalenstellen bei der Gleichheit der Randwinkel an homologen Stellen deutlich Ausdruck verschafft, als etwas Gegebenes in die theoretische Ableitung eingeführt, wir können nunmehr aber eine dieser Anomogenitäten noch etwas genauer in ihrer Wirkung verfolgen, nämlich diejenige, welche durch die Ausbildung eines besonderen Mündungsplasmas in die Mechanik der Kammer- bzw. der Schalen-Bildung hineingetragen wird.

Es spricht manches dafür, daß das der Mündung zunächst liegende Plasma, das schon früher (p. 234, 254) als Mündungsplasma bezeichnet worden ist[2]) und das den Beruf hat, die aus der Endmündung austretenden Pseudopodien vorwiegend (Perforata) oder gar ausschließlich (Imperforata) auszuspinnen, dem übrigen Körperplasma gegenüber eine mehr oder weniger große Verschiedenheit aufzuweisen hat.

Schon früher wurde erwähnt, daß dieses Plasma sich bei einzelnen Foraminiferen (*Saccammina*, weniger deutlich auch bei *Truncatulina*, *Polystomella* u. a.) in gewissen Farbstoffen anders färbt, als das übrige Plasma; *Dictiomyxa* Monticelli (**97**) entwickelt farblose Pseudopodien, während das Weichkörperplasma lebhaft orangegelb pigmentiert ist; bei *Lieberkühnia* formiert sich das Mündungsplasma zu einem sogenannten Pseudopodienstiel (cf. Podostyl Kemna **04** p. XI), der seitlich von der Weichkörpermitte entspringt (Textfig. CI, P) und sich mit einer eigenen Röhre (cf. »raphé« Penard **07** p. 230) umkleidet, in ähnlicher Weise wie auch die Makrosphären der Milioliniden einen besonderen für das Pseudopodienplasma bestimmten röhrenförmigen Hals (z. B. Taf. XII Fig. 7, 8) um den Fundusteil der Makrosphäre herum bilden (cf. Flexostylie Kemna **03**). In anderen Fällen gibt sich eine Besonderheit der der Mündung zunächst liegenden Plasmateile dadurch zu erkennen, daß diese Plasmateile bei der Neukammerbildung einen größeren Randwinkel auf die voraufgehende Kammerwand ansetzen als diejenigen Plasmateile, die von der Mündung weiter entfernt liegen. Die letztgenannte Tatsache deutet von physikalischer Seite aus (cf. p. 69) auf eine größere Zähflüssigkeit des in Mündungsnähe liegenden Plasmas hin und dieses Plasma zeigt, wenn es seine Pseudopodien entfaltet, in diesen Pseudopodien zähflüssige, bis gallertig feste Achsenteile (cf. p. 254), die in gleicher Weise gut mit der Annahme harmonieren, daß das Mündungsplasma auch dann, wenn es noch nicht zu Pseudopodien ausgestreckt ist, eine zähflüssigere Konsistenz besitzt als der übrige Plasmakörper. Die besondere Beschaffenheit des Mündungsplasmas tritt auch darin deutlich hervor, daß auf der Neukammerblase die Wandbildung da unterbleibt, wo es, die Mündung der Neukammer verursachend, an die Wandblase von innen anstößt.

---

[1]) Ich habe dieses Kapitel von den früheren Ausführungen über die Schalenmechanik getrennt, weil es seinem Inhalte nach hypothetischer ist, als die früheren, mechanischen Ableitungen, die zwar auch theoretisch sind, aber doch nur mit mechanischen Notwendigkeiten, also nicht mit vorläufig unbewiesenen Annahmen arbeiten, wie dies Kapitel zu tun gezwungen ist. Die früher gegebenen Sätze stehen für sich. Sie würden gar nicht dadurch berührt, wenn sich einige der im gegenwärtigen Kapitel ausgesprochenen Annahmen nicht bewahrheiten sollten.

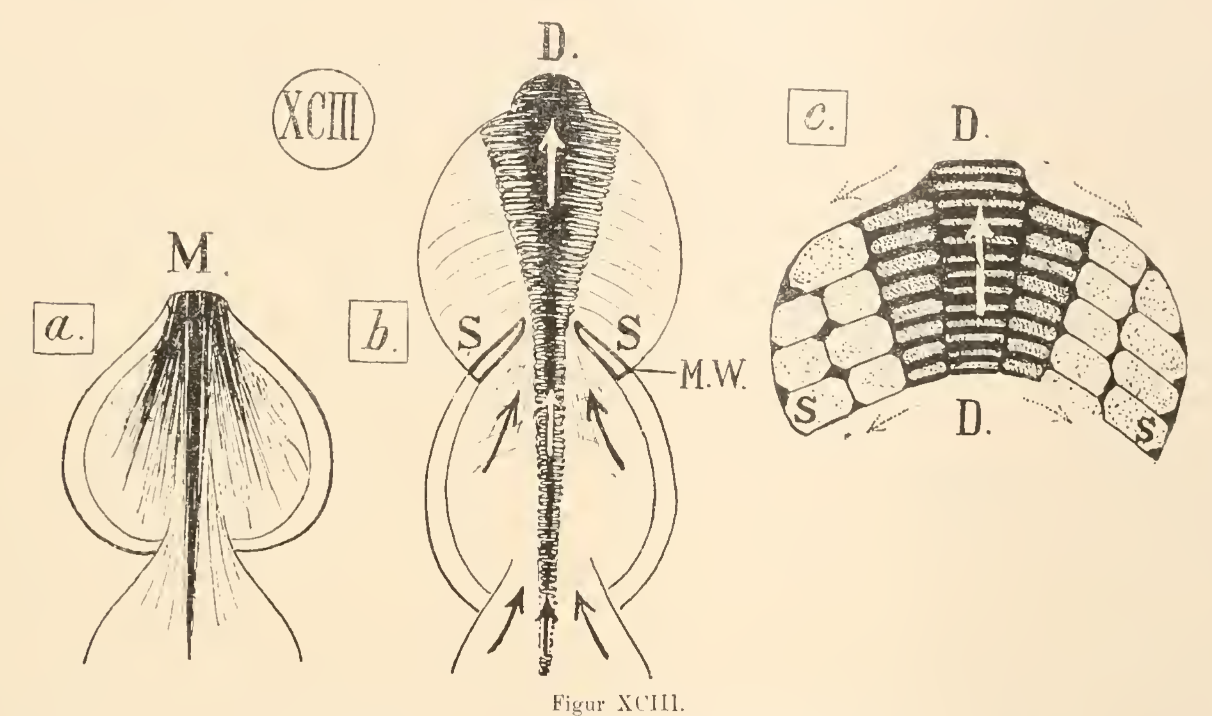
[2]) Penard (**07** p. 231) bezeichnet es als »ectoplasme buccal«.

Man braucht bei dieser Besonderheit des Mündungsplasmas keineswegs, auch wenn sie sich auf chemische Eigentümlichkeiten (Sauerstoffnähe) ausdehnt, an eine morphologisch persistente Differenz zu denken — gegen eine solche spricht die Strömungsfähigkeit des Gesamtweichkörpers, die sich auch auf das Mündungsplasma, soweit sich sehen läßt, ausdehnen kann — man wird hier vielmehr an eine »Lokaldifferenzierung« denken müssen, die an dem Ort bei der Mündung haftet, auch wenn die Plasmamassen, die in die Mündungsgegend hineinziehen mehr oder weniger rasch zu wechseln vermögen. Wie bei der Bewegung der lobosen Formen Entoplasma in die Oberfläche der Amoebe aus physikalisch mathematischen Gründen unbedingt eintreten »muß«, hier aber unter Zurückstoßung aller körnigen Entoplasmaeinschlüsse durch die, die Oberfläche verdichtende (die Oberfläche in kontraktive Spannung versetzende) Wirkung des äußeren Mediums sofort in zähflüssigeres Ektoplasma umgeprägt wird (Ento-Ektoplasmaprozeß), so wird auch die direkte Einwirkung des äußeren Meerwassers durch die Mündung hindurch[1]) das Körperplasma in der Mündungsnähe in eine zähflüssigere Plasmaart umprägen, und wie bei den Lobosen Ektoplasma in das Innere der Amoebe zurücktreten kann, wo es sich unter Dünnflüssigwerden wieder dem Entoplasma beigesellt und selbst zu Entoplasma wird (Ekto-Entoplasmaprozeß), so wird voraussichtlich auch ursprüngliches Mündungsplasma seinen Charakter als solches bei den Foraminiferen einbüßen und dünnflüssiger, dem übrigen Weichkörperplasma gleich, werden können, wenn es durch die Strömungen von den Schalenöffnungen weg in das Weichkörperinnere verschlagen wird, und dadurch die Position verliert, von der die spezielle Mündungsplasma-Beschaffenheit vor allem oder ausschließlich abhängt.

Bei der Neukammerbildung werden die Zähigkeitsdifferenzen, welche die Endmündung in dem (vor der Kammerbildung in den Schalenwohnraum zurückgezogenen) Weichkörper veranlaßt hat, während des Vordringens der kammerbauenden Sarkode auf den Flußflächen noch nachwirken. Zugleich wird ein eventueller Ausgleich dieser Zähigkeitsdifferenzen, der bei dem jetzt allseits auf die vorquellende, kammerbauende Sarkode in gleicher Weise einwirkenden Seewasserkontakt erwartet werden könnte, deshalb ausbleiben, weil bei dem Vorquellen, das ja ein Herausgedrücktwerden aus der Endmündung vorstellt, die in der Mündungsachse gelegenen Partieen des vorgeschobenen Mündungsplasmas notwendig immer den stärksten Druck auszuhalten haben, während die von der Mündungsachse seitwärts abfließenden Plasmateile, die sich auf der Mündungswand ausbreiten und in dieser einen Schutzschirm gegen den hinterwärtigen Plasmadruck erhalten, notwendig unter geringerem Druck stehen und deshalb von den stärker gedrückten Gegenden der Mündungsachse Enchylema oder sonstige dünnerflüssige Bestandteile des Plasmas zugepreßt erhalten, die sie in dünnflüssigeren Zustand überführen bzw. in solchem erhalten müssen. Die im »Druckschatten« der Mündungswände sich ausbreitenden Plasmaränder werden also auf alle Fälle dünnflüssiger sein als die in den Druckstrahlen gelegenen Plasmapartieen der Mündungsachse (Textfig. XCIII), denn um es noch einmal

[1]) In entsprechend geringerem Grade auch durch die Wandporen perforater Formen hindurch, die ja auch Wasserberührung vermitteln. Schon oben wurde das Pseudopodien bildende Plasma der Foraminiferen mit dem Ektoplasma loboser Formen verglichen (cf. Fußnote 2 p. 254).

spezialisierter zu sagen, aus den osmotischen Kammern des Plasmaschaumes wird der wässrige Schaumkammerinhalt (Enchylema) aus dem Mündungsachsenplasma in die Schaumkammern des unter geringerem Druck stehenden übrigen Plasmas nach Maßgabe dieses Druckes hinübergedrückt[1]). Es ist eben nie zu vergessen, daß wir in dem Plasma keine einheitliche homogene Flüssigkeit vor uns haben, in der sich innerliche Druckdifferenzen fast momentan ausgleichen müßten, sondern eine Schaumbildung, die, wie ich gezeigt habe (Rhumbler (**02** a und **03** a), ihre eignen mechanischen Eigentümlichkeiten besitzt. Wir können demnach allgemein sagen, die Mündungsachse ist während der Kammerbildung eine Druckachse, in der



Figur XCIII.

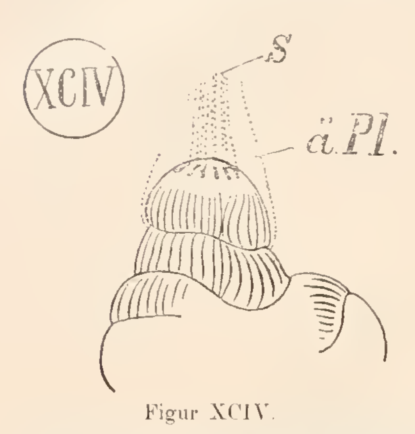
Theoretisches Schema. Die Dichtigkeitsdifferenzen im Plasma sind durch Schattierungsnüancen wiedergegeben. *a* Verdichtungseinfluß des umgebenden Wassers durch die Mündung *(M)* hindurch während des Anfangsstadiums der Neukammerbildung zu einer Zeit, wo das Plasma noch in die Schale zurückgezogen ist. — *b* = Druckverteilung in der kammerbauenden Sarkode während der Kammerbildung; die seitwärts von der Mündung gelegenen Sarkodepartien *SS* liegen im Druckschatten der Mündungswand *(MW)* und bekommen darum Enchylema zugepreßt. — *c* Vorgang der Enchylemazupressung; vgl. die punktierten Pfeile. Die Waben der Anschaulichkeit wegen im Größenverhältnis stark übertrieben. *DD* = gedrücktes Plasma des Mündungsstranges; *SS* = im Druckschatten liegende Plasmateile.

sich das Mündungsplasma verdichtet, selbst wenn das Mündungsplasma nicht schon früher durch die bloße Wirkung des Kontaktes mit dem Seewasser verdichtet sein sollte.

Wenn wir diese Verhältnisse berücksichtigen, erhalten wir Anschluß an eine ähnliche, aber von ihrem Autor wenig ausgenutzte Vorstellung Dreyers, die durch die umstehend kopierte Figur XCIV veranschaulicht wird, und die wir in Anlehnung an Dreyer als Strangplastik bezeichnen wollen, ohne daß sich indes dieser Begriff mit den von Dreyer gebrauchten Ausdrücken »Strömungsplastik, Sarkodestrangplastik und Pseudopodienplastik« Dreyer (**98** p. 75)

[1]) Die physikalischen Bedingungen sind hierbei ganz analog denen, wie man sie in einem Zylindergefäß mit verschiebbarem semipermeablem Kolben, der Wasser aber kein Salz durchläßt, zur Demonstration der osmotischen Gesetze benutzt, vgl. beispielsweise Nernst **03** p. 133 f. 12.

genau deckt. Die Figur zeigt die aus den Mündungsporen austretenden Plasmastränge (*S*) und die äußeren Plasmalagen (*ä Pl*), allerdings nur in freier Fiktion, da direkte Beobachtungen fehlen. Ich möchte dieses Schema gelten lassen jedoch mit der Modifikation, daß ich die äußere Plasmalage (*ä Pl*) nicht wie Dreyer von einem die ganze Schale überziehenden, bis jetzt nicht beobachteten und meiner Überzeugung nach auch bei einer imperforaten Form nicht sehr wahrscheinlichen[1]) extrakortikalen Plasmamantel ableite, sondern sie für die dünnflüssigeren, von den Mündungsporen weiter abgeflossenen Plasmaanteile halte, so daß sich in unserer Vorstellung nur die Behauptung von verschieden gearteten, Verschiedenes bewirkenden Plasmabestandteilen und spezieller noch von einer besonderen Wirksamkeit der aus der Achse der Mündungsöffnungen aufsteigenden Strombahnen deckt.



Figur XCIV.
Hypothetisches Schema des Austritts der Sarkodeströme aus den Mündungsporen von *Peneroplis* während der Kammerbildung. *S* = Stränge des Mündungsplasmas; *ä. Pl.* = äußere Plasmalagen nach Dreyer (98 p. 91 Fig. L).

Da der kolloidalen Natur des Plasmas entsprechend alle Übergänge von Flüssig zu Fest denkbar sind und da sich das Plasma auch sonst in seinem Flüssigkeits- bzw. Zähigkeits- oder Festigkeitszustand als sehr variabel für verschiedene Fälle ebenso wie für verschiedene Stellen innerhalb ein und derselben Zelle erwiesen hat, so werden wir von vornherein auch im Bereich der Foraminiferen mit einem verschiedenen Zähigkeitszustand des Mündungsplasmas und einer dementsprechend verschiedenen Wirkung seiner Einschaltung in das weniger zähflüssige übrige Plasma zu rechnen haben.

Bei dem Vordringen der kammerbauenden Sarkode auf den Flußflächen der früheren Kammern müssen die in dem vordringenden Plasma enthaltenen zäheren Partieen des Mündungsplasmas notwendig der Ausbreitung des gesamten kohärenten plasmatischen Schaumgefüges auf der Flußfläche einen gewissen Widerstand entgegensetzen, da sie infolge ihrer Zähigkeit ihre Waben weniger leicht verschieben oder während der Ausbreitungsströmung durcheinander wälzen können als die mit ihnen in Zusammenhang stehenden leichter flüssigen Schaumteile des übrigen Plasmas. Dieser zunächst elastische, dann aber plastisch weiche Widerstand[2]) wird sich in erster Linie darin Ausdruck verschaffen, daß sich das Mündungsplasma beim Ausfließen

[1]) Ich habe mich vergeblich bemüht, einen derartigen extrakortikalen Plasmamantel an lebenden, allerdings nicht sehr mobilen Peneroplen nachzuweisen. Seine Anwesenheit würde an der Mechanik der Schalenbildung nichts weiter ändern, als daß an Stelle der Grenzfläche »Schalenwandsubstanz-Meerwasser« die Grenzfläche »Schalenwandsubstanz-extrakortikales Plasma« zu setzen wäre. Ich versuchte durch Aneinanderlegen zweier lebender Peneroplen und Gegeneinanderdrücken ihrer Schalenwände die Schalen zum Aneinanderkleben zu bringen, in derselben Weise, wie ich früher (Rhumbler **95**a p. 60) *Cyphoderia*-Schalen miteinander verklebt und zwischen ihnen einen Tropfen nachgewiesen hatte. Bei Peneroplis blieb aber dieser Erfolg aus.

[2]) Jeder Schaum zeigt äußeren Drucken gegenüber zunächst einen elastischen Widerstand, der aber bei längerer Andauer des Druckes in einen plastischen, Modellierton vergleichbaren, Widerstand übergeht (cf. p. 265 und Rhumbler **02**a p. 356). Die betreffenden Widerstände werden natürlich unter sonst gleichen Umständen um so größer, je zähflüssiger der Schaum ist.

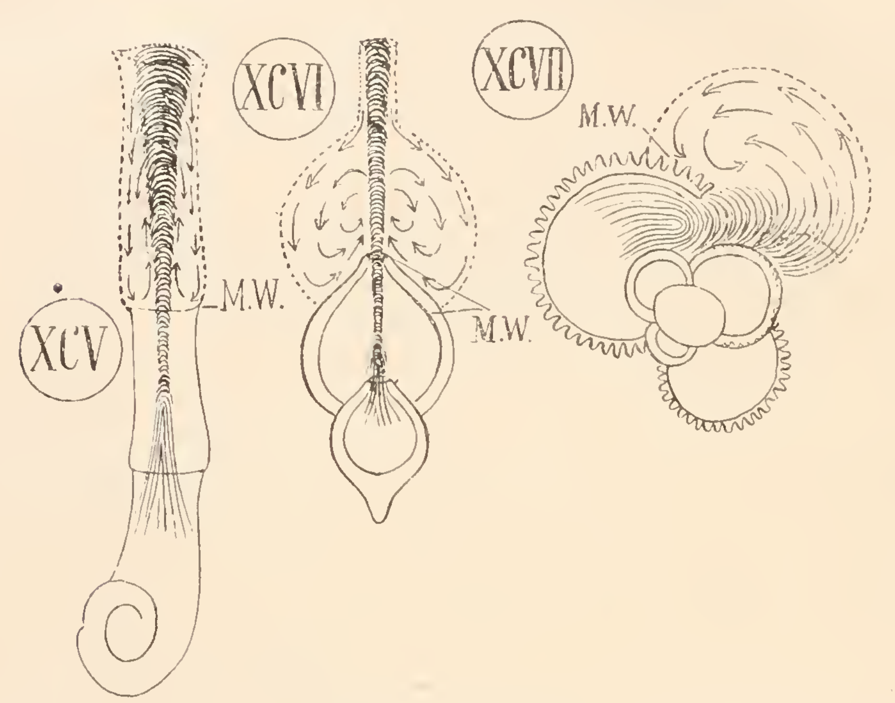
während der Neukammerbildung im Innern der vorrückenden Schaummasse in einer achsialen Lagerung hält. während die leichter flüssigen Plasmateile mit ihren leichter beweglichen Waben sich rings mit ihren Randwinkeln, auf der Flußfläche vorauslaufend, ausbreiten; derselbe plastisch weiche Widerstand wird sich weiter darin dokumentieren. daß sich das Mündungsplasma von der einmal von der Ausflußmündung aus eingeschlagenen Richtung viel weniger leicht abbringen lassen wird, als das, an ihn anschließende, umgebende weniger zähflüssige Plasma; dadurch erklärt es sich, daß die sukzedierenden Kammermündungen auf bestimmten Reihen oder Kurven hintereinander liegen, die wir früher als Mündungsachse bezeichnet haben, und daraus ist auch ohne weiteres zu verstehen, daß der größte Kammerrandwinkel der Mündung zunächst zu liegen pflegt, denn das zähe Mündungsplasma ist von der Ausflußstelle am wenigsten weit weggeflossen, und hat infolge seiner größeren Zähigkeit (cf. p. 69) den größten Randwinkel dicht bei der Mündungsachse erzeugt.

Das erwähnte Streben des Mündungsplasmas, infolge seiner weichen plastischen Widerstandskraft die einmal aufgenommene Bahn beizubehalten[1]), wird zunächst die Kammerform beeinflussen. Es wird sich nämlich in der Form der Neukammeranlage um so mehr Geltung verschaffen, in je größerer Menge es im Verhältnis zu der übrigen Weichkörpermasse auftritt. So erklärt es sich, daß, erstem Erwarten entgegen, schlanke Kammerformen[2]) in der Regel sehr weite Mündungen aufzuweisen haben (cf. p. 122, 123; vgl. Taf. IX Fig. 16 mit Taf. IX Fig. 17); die Weite der Mündung deutet eben auf eine reichliche Menge von Mündungsplasma, die Schlankheit der Kammerform deutet auf eine weniger reichliche Entwicklung der übrigen Plamateile. Bei der Weite der Mündung ist die das Mündungsplasma prägende Einwirkung des äußeren Mediums (Textfig. XCIII a) sehr bedeutend. während gleichzeitig die mehr oder weniger starke bis vollkommene Reduktion der Mündungswand (Textfig. XCV) nur einen sehr geringen oder gar keinen Druckschirm für die vorquellende kammerbauende Sarkode liefert. so daß sich bei mangelndem Druckschatten auch während der Kammerbildung selbst keine namhaften Zähigkeitsdifferenzen zwischen dem Mündungsplasma einerseits und Körperplasma andrerseits nach dem früher gegebenen Schema (Textfig. XCIII *b*, *c*) entwickeln können, auch braucht das Mündungsplasma selbst hierbei nicht etwa besonders zähflüssig zu sein.

[1]) Es wird sich in dieser Beziehung wie eine aus einer Öffnung unter stärkerem Druck hervorgepreßter Teig oder andere plastische Masse verhalten. Man vgl. auch van Iterson (07 p. 316). Die Abweichung in der Spannung der Oberfläche. welche die Stellung der Mündung veranlaßt und welche von van Iterson als notwendige Annahme erwähnt wird, ist eben durch die größere Zähigkeit und die bestimmte Menge des Mündungsstrangplasmas bedingt.

[2]) Schlanke Kammerformen mit weiten Mündungen sind vor allen Dingen bei den Milioliniden sehr verbreitet. Das erstmalige Auftreten einer weiten Mündung genügt hier. um alles übrige zu erklären. Daß weite Mündungen aber gerade bei imperforaten Formen, zu denen die Milioliniden ja zu zählen sind. besonders häufig vorkommen. läßt sich auf selektionistischer Grundlage leicht begreifen. Weitmündige Formen werden unter den Varianten im allgemeinen im Vorteil sein. weil sie stärkere Pseudopodienstämme abschicken und somit wett machen können, was ihnen an der Möglichkeit, Pseudopodien durch Wandporen hindurch zu entfalten, abgeht. In Ausnahmefällen kann aber auch das Vortreten eines Plasmaklumpens vor die Mündung dem Mangel der Perforierung abhelfen, so daß engere Mündungen auch bei Milioliniden nicht vollständig ausgeschlossen sind.

Wo weite Mündungen sich im Gegensatz hierzu mit kuglig aufgeblasenen Kammern zusammenfinden, wie bei den Globigerinen, da ist bei guter Entwicklung einer Mündungswand neben einem reichlich entwickelten Mündungsplasma auch ein reichliches Quantum sonstiger Plasmabestandteile anzunehmen (Textfig. XCVII). In den meisten übrigen Fällen dürfte das Mündungsplasma quantitativ stark hinter den übrigen Plasmateilen zurückbleiben, so daß relativ kleine Mündungen und relativ aufgeblasene Kammern in der Formenmannigfaltigkeit der Foraminiferen vorwiegen.



Figuren XCV—XCVII.

Fig. XCV. Schema der Druckverteilung bei der Kammerbildung einer *Nodobacularia*; viel Mündungsplasma wenig anderes Plasma, geringe Zähigkeitsdifferenz zwischen beiden; Mündungswand (M.W.) fast ganz reduziert.

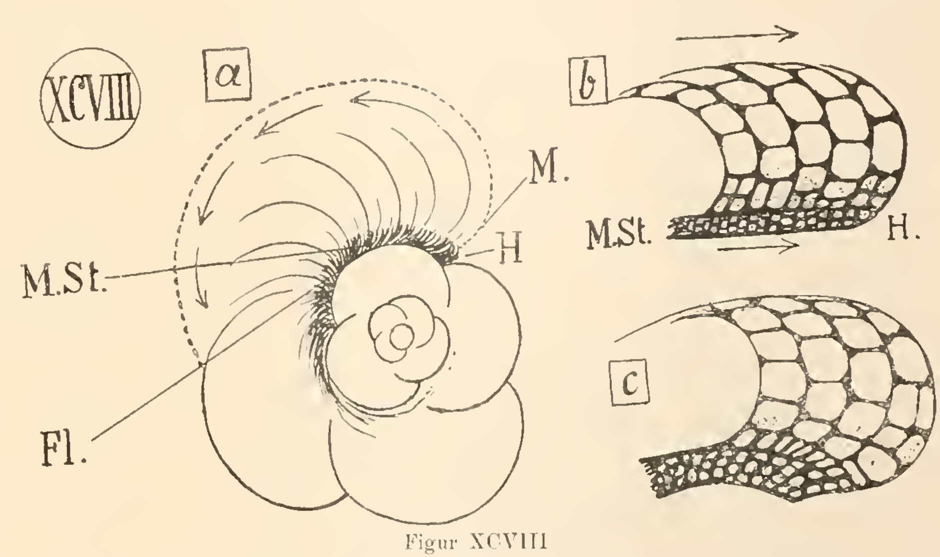
Fig. XCVI. Desgl. von *Nodosaria scalaris* (Batsch); kleine Mündung, wenig Mündungsplasma, das beim Ausfließen keiner Flußfläche adhäriert; viel Körperplasma: erhebliche Zähigkeitsdifferenz zwischen beiden; stark entwickelte Mündungswand (M W.).

Fig. XCVII. Desgl. von einer Globigerine. Große Mündung. Mündungs- und Körperplasma gleich gut entwickelt, geringe Zähigkeitsdifferenz zwischen beiden: stark entwickelte Mündungswand (M.W.). Die Schattierungsnüancen geben die verschiedenen Dichtigkeitsgrade der unter verschiedenem Druck stehenden Plasmateile an.

Aber nicht nur die relative Menge, sondern zweitens auch die Zähigkeitsdifferenz zwischen dem Mündungsplasma und den übrigen Plasmateilen muß die Kammerform prägen helfen. Je zähflüssiger das Mündungsplasma den übrigen Plasmateilen gegenüber sein wird, desto energischer wird es bei dem Kammerbau seine anfängliche Elastizität (cf. p. 300, Fußnote 2) beizubehalten suchen und desto größer bleibt darum sein Streben, die Ausflußrichtung, die es bei der Ausströmung aus der Mündung (durch die Lagenverhältnisse der Flußfläche) erhalten hat, auch bis zum Abschluß der Kammerbildung beizubehalten. So kann das Mündungsplasma durch eine »relativ« bedeutende Zähigkeit ersetzen, was ihm an Quantitätswirkung abgeht. Hiernach würden sich die langen Kammerhälse vieler Nodosarien (Taf. XX Fig. 11, 15—17, 34) und Lagenen (Taf XXI Fig. 7, 9, 15—18) dadurch erklären lassen, daß das aus den Zentren der Schalenmündungen während der Neukammerbildung frei, d. h. ohne Schalenwandberührung, aufsteigende Mündungsplasma besonders zähflüssig ist und darum in seiner Ausflußrichtung geradeaus verharrt, und darum auch den langen Kammerhals der Neukammer bzw. der abzustoßenden Lagenenkammer verursacht, wenn die mitgezogenen äußeren Plasmaschichten die Schalenabscheidung besorgen, ohne daß bei der Kleinheit der Mündung das Mündungsplasma als besonders reichlich entwickelt angenommen werden könnte (Textfig. XCVI).

Unabhängig davon, ob die Zähigkeitsdifferenz zwischen den beiden Plasmen im Einzelfalle groß oder gering ist, wird die auf alle Fälle größere Zähigkeit des Mündungsplasmas dann, wenn das Mündungsplasma bei seinem Ausfluß mit älteren Schalenteilen in Berührung kommt, auch die Anordnung der Kammern mit bestimmen helfen. Je nachdem nämlich, ob das beim Kammerbau vorgestoßene Mündungsplasma den berührten Schalenteilen so stark adhäriert (also ihnen gegenüber klebrig ist), daß seine anfängliche Elastizität von der Adhäsion an die berührte Wandfläche überwunden werden kann oder nicht, wird nämlich die Mündungsachse nach der berührten Wand hin abgebogen oder nicht; vom Verlauf der Mündungsachse ist aber natürlich die Kammeranordnung abhängig.

Bei starkem Adhärieren an der berührten Flußfläche wird das vorfließende Mündungsplasma eine größere Reibung auf der Flußfläche zu bestehen haben als das übrige Körperplasma, so daß unter solchen Umständen keine Vorreckung des Mündungsplasmas (wie bei den Nodosarien), sondern ganz im Gegenteil ein Zurückbleiben desselben hinter den an anderen Stellen [— vor allem an der fast reibungslosen, dem Meerwasser angrenzenden Peripherie —] rascher, ungehinderter, vorquellenden übrigen Plasmateilen statthaben muß. Aus dieser Anomogenitätswirkung, die also hier als Reibungsanomogenität zur Geltung käme, läßt sich verstehen, daß bei spiralgewundenen Schalen die Mündung in der Basisnaht der Mündungswand auch in den späteren Kammern liegen zu bleiben strebt, wenn sie erst einmal darin (inerhalb der an die Embryonalkammer anschließenden Ankammer) zu liegen kam; der Mündungsstrang reibt sich auf dem Rücken des vorhergehenden Spiralumganges und wird durch die rascher vorwärts bewegten, an der Peripherie befindlichen Plasmateile ständig gegen diesen Rücken angedrückt (Textfig. XCVIII *b* und *c*), so daß die kommende Mündung der Neukammer wiederum dem Rücken des vorhergehenden Schalenumganges anliegen bleibt, während sich die rascher bewegten peripheren Sarkodeteile in der Richtung der Spirale stärker vorwölben und auf diese Weise die Hohlkehle (Textfig. XCVIII H) bilden, in der sich nach p. 74 die nächst-

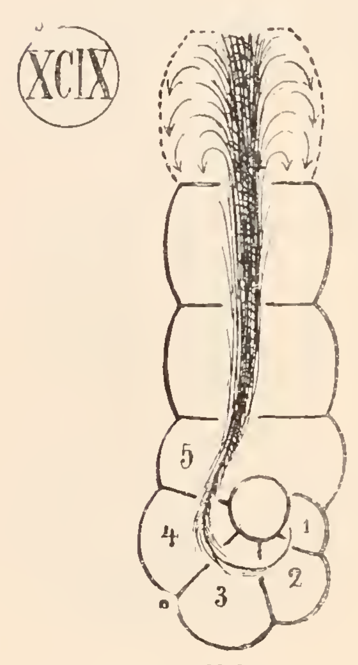


Figur XCVIII

Fig. XCVIII, Schema, soll die spirale Krümmung der Mündungsachse durch die Wirkung der Adhäsion und der größeren Reibung des Mündungsplasmas auf dem Rücken des voraufgehenden Kammerumganges bei einer spiralischen Form zeigen. *a* Der Mündungsstrang (M.St.) bleibt infolge der größeren Reibung auf der Flußfläche (Fl.) zurück und bildet darum auch bei der künftigen Mündung (M.) die Hohlkehle (H.). — *b* und *c* veranschaulichen, wie durch eine langsamere Fortbewegung der Strecke M.St. H eine Krümmung (*c*) der kammerbauenden Sarkode erfolgen muß, welche den Mündungsstrang gegen den Rücken des voraufgehenden Spiralumganges andrückt. Wabengröße stark übertrieben.

folgende Kammer anlegen muß. So ist die größere Reibung des Mündungsplasmas an der Hohlkehlenbildung für die nachkommende Neukammerbildung maßgebend beteiligt und hiermit auch an der spiralischen Kammeranordnung selbst[1]).

Aus demselben Grunde begreift es sich, warum auch die akzessorischen Mündungen, wie sie beispielsweise auf der Dorsalseite von *Globigerina triloba* (Taf. XXXII Fig. 10, 11 a, M; Fig. 16, 17) oder bei *Globigerina helicina* (Taf. XXXIII Fig. 22) angetroffen werden, eine durchaus nahtständige Lage einzuhalten pflegen; sobald die durch die akzessorische Mündung dokumentierte Abzweigung des Mündungsplasmas an irgend einer Stelle die Schalenwand berührt, wird sie infolge ihrer größeren Reibung durch die rascher vorrückenden Plasmateile gegen diese Wand angedrückt und eben darum wird auch die vom Mündungsplasma später erzeugte Mündung in Anlehnung an die Wand, also nahtständig erzeugt.



Figur XCIX.
Schema der Entstehung einer biformen Schale; Zähigkeitsdifferenz zwischen Mündungsplasma und Körperplasma relativ bedeutend (siehe Schattierung) Adhäsion des Mündungsplasmas zur Flußfläche relativ gering; daher springt die Mündungsachse allmählich aus den Hohlkehlen der frühesten Kammern (2—4) heraus und verläuft von einer späteren Kammer (5) ab geradegestreckt.

Man könnte glauben, daß die Nahtständigkeit für die Mündung aus den angegebenen Gründen eine ausnahmslose Gesetzmäßigkeit sein müßte; diese Mündungslage ist zwar tatsächlich ganz außerordentlich weit verbreitet (cf. p. 129); bei allen Nodosariden aber (Taf. XX bis XXIII) ist die Mündung niemals nahtständig, sondern sie sitzt hier sogar denkbar weit von der Basisnaht der Mündungswand entfernt, und auch bei vielen biformen bischofstabförmigen Formen befindet sich die Mündung nur im Anfangsteil der Schale an der Basisnaht der Mündungswand, während sie sich in den späteren Schalenteilen des Wachstumsendes immer mehr nach dem Zentrum der Mündungswand hin verlagert und sich dabei aus der Spiralhohlkehle immer mehr heraushebt, so daß sie durch diese allmähliche Verlagerung die bischofstabförmige biforme Schalenausbildung in der oben p. 78 angegebenen Weise veranlaßt.

Das besondere Verhalten der Nodosariden erklärt sich aus dem kurz zuvor genannten Umstande, daß hier das wahrscheinlich (relativ) besonders zähflüssige und darum auch relativ elastische Mündungsplasma aus der Mündung geradeaus vorgestoßen wird und dabei außer den Mündungsrändern[2]) der Ausflußöffnung überhaupt keine Wandteile berührt (Textfig. XCIII *b* und XCVI).

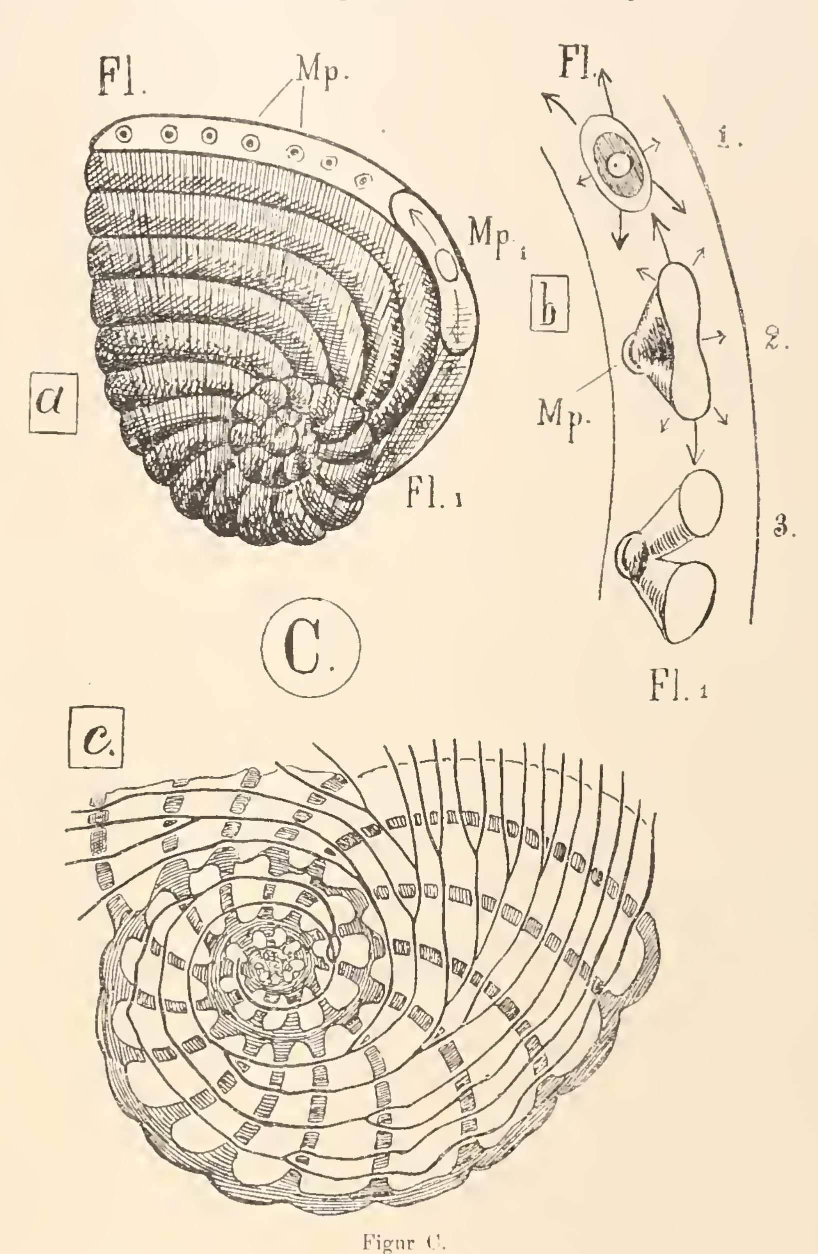
Die Befunde bei biformen Arten (Textfig. XCIX) erklären sich durch eine relativ erhebliche Zähigkeitsdifferenz zwischen Mündungsplasma und der übrigen Sarkode, also durch relativ bedeutende elastische

[1]) Die spiralische Anordnung wird ja, wie früher (p. 74) gezeigt wurde, durch die regelmäßige Wiederkehr der Hohlkehlen auf dem Rücken des voranfgehenden Kammernumganges herbeigeführt.

[2]) Die Mündungsränder setzen aber dem ausströmenden Strang des Mündungsplasmas allseitig gleiche Reibung entgegen; sie können daher auch den Strom des Mündungsstranges nach keiner Seite besonders oder gar so weit umbiegen, daß er auf einen Wandteil zu liegen kommt und an ihn angepreßt wird, der Anschluß an die Mündungswand der vorausgehenden Kammer wird daher nur von den in konzentrischen Kreisen sich ausbreitenden übrigen Plasmateilen vermittelt.

Widerstandskraft des Mündungsplasmas bei gleichzeitig geringer Adhäsion desselben an die im Erstlingsteil der Schale berührten Wandteile des Flußflächengebietes. Mit der quantitativen Zunahme des Mündungsplasmas in den späteren Kammern des Wachstumsendes muß dieser elastische Widerstand des in der Mündungsachse verlaufenden Plasmas ständig größer werden, so daß er schließlich die Adhäsion des Mündungsplasmas an die Flußfläche überwindet, die Neukammer also von dem vorausgehenden Spiralumgang mit seinen Spiralhohlkehlen ganz abzieht und hierdurch zu einer nodosaroiden Kammerfolge im Endteil der Schale führt, Verhältnisse, die schon früher p. 78 Erwähnung fanden und durch das Schema Textfig. XCIX verdeutlicht werden sollen.

Wenn die Zähigkeitsdifferenz zwischen dem Mündungsplasma und den übrigen Plasmateilen nur gering ist, eben noch ausreichend, um dem Mündungsstrangplasma eine eigene Oberflächenspannung (spezieller: Grenzflächenspannung zwischen ihm und dem übrigen Plasma) zu gewähren, so daß der Mündungsstrang sein eignes Abrundungsstreben in seinen Oberflächenschichten behält, so wird er zunächst verhältnismäßig leicht und rasch auf Zugwirkungen, die ihm von dem übrigen Plasma übermittelt werden, knetbarplastisch reagieren. Liegt also bei dem Kammerbau eine nach einer bestimmten Richtung besonders langgestreckte Flußfläche vor, so wird das die langgestreckte Flußbahn überfließende Plasma den Mündungsstrang im Sinne der Streckung plastisch in die Länge dehnen, dann aber wird das in die Länge gedehnte Mündungsplasma sehr leicht



Figur C.

Fig. C. theoretisches Schema, soll die Verzweigung der Mündungsplasmastränge durch die Wirkung langgestreckter Flußflächen (Fl. Fl.1) veranschaulichen. — *a* — ein *Peneroplis* in etwas schräger Lage, um die Mündungsporen (Mp.) und die langgestreckte Flußfläche (Fl. Fl.1) zu zeigen. Aus der Mündungspore (Mp.1) steigt das kammerbildende Plasma (Größe desselben übertrieben) auf und breitet sich auf der Flußfläche in der Richtung der eingezeichneten Pfeile aus, dabei zieht es in denselben Richtungen an dem in ihm eingeschlossenen wenig dichteren Mündungsplasma. — *b* = (stärker vergrößert gedacht) zeigt drei Stufen (1—3) der Wirkung dieser Zugverhältnisse, die bei 3 mit einer Teilung des Mündungsplasmastammes enden. — *c* = eine von Winter (**07** p. 27 f. C) entlehnte Durchschnitts-Silhuette von *Peneroplis*, in der die bei den sukzedierenden Kammerbildungen eingetretenen Verzweigungen der Mündungsachsen eingezeichnet wurden. Vergr. 75 : 1.

unter der Wirkung seiner Oberflächenspannung in zwei Äste auseinanderspringen. Der Mündungsstrang kann also auf diese Weise in zwei oder auch mehr Äste auseinandergezogen werden. Die Verzweigungen werden sich von dem Hauptstamme trotz ihrer Oberflächenspannung nicht lostrennen. wenn ihnen von dem Hauptstamme aus genügende neue Mengen [1]) von Mündungsplasma in den Rücken fließen [2]). die bei ihrer zähflüssigen Beschaffenheit nur gering zu sein brauchen.

So kommt es, daß bei stark abgeplatteten Schalen, die senkrecht zu ihrer Abplattung langgestreckte Flußflächen besitzen, wie z. B. *Peneroplis* (Textfig. C*a*. oder Taf. XIII Fig. 11), oder auch bei Schalen mit sehr langgestreckter Mündung der ursprünglich einheitliche Mündungsstrang in den späteren Kammern, in denen die Längsstreckung der Flußflächen durch die Größenprogression der Kammern immer bedeutender wird, oder bei denen der Mündungsstrang durch eine schlitzförmige Mündungspassage in die Breite gepreßt wird, in mehrere Zweigäste geteilt und dadurch auch in den späteren Kammern die ursprünglich einheitliche Mündung in mehrere Mündungsporen zerlegt wird (Taf. XII Fig. 12, Kammer XIX—XXI und Textfig. C. c). Daß die Aufstellung mehrerer Mündungsporen an Stelle einer einzigen Mündung dann zu zyklischem Wachstum oder zu azervuliner Kammeranordnung oder schließlich auch zur Unterteilung der langgestreckten Kammeranlagen in Sekundärkämmerchen, wie sie bei den meisten Orbitoliten vorkommen, führen kann, geht aus unseren früheren Erörterungen (p. 79, 80, 86) hervor, aus denen auch die Bedingungen für die Realisation einer jeden dieser verschiedenen Geschehensmöglichkeiten zu entnehmen sind.

Diese Beispiele werden genügen, die Wirkung der Mündungsstrangplastik zu veraugenscheinlichen und es mag hier nur betont werden, daß diese Mündungsplastik nicht etwa ein zu den früher auf p. 55 genannten Faktoren neu hinzukommendes mechanisches Moment darstellt, sondern daß sie nur für den dort zuerst genannten Faktor. nämlich für die Anomogenität in der Spannung der Oberfläche der zum Kammerbau vortretenden Sarkode. bestimmteren Anhalt bietet und daß sie außerdem zu der Mechanik der Kammerformung die Erklärung für die gesetzmäßige Lagerung der Mündungen hinzufügt.

β) Mutmaßlicher Zustand des Weichkörpers während der Kammerbildung und Periodizität der Kammerbildung.

Bekanntlich findet die Anlage einer Neukammer nicht in »allmählichem« Wachstum statt. sondern sie wird mit einemmal durch ein plötzliches Vorfließen der Körpersarkode durch die Endmündung veranlaßt. Da bei diesem Vorfließen vor die Schalenmündung innere Schalenwohnräume, soweit man weiß, nicht leer werden, sich also das Plasma nicht etwa aus den

[1]) Selbst ein Wasserfaden (mit seiner sehr beträchtlichen Oberflächenspannung und leichten Verschiebbarkeit seiner Teilchen) zerspringt nicht in einzelne Tropfen, wenn er rasch genug fließt; man denke nur an den aus einem Wasserleitungshahn ausfließenden Wasserstrahl, oder an den feinen Wasserstrahl. den man aus einem Spritzball herausdrückt u. dgl. m. (vgl. Rhumbler **05**b p. 875).

[2]) Reicht die einer Verzweigung von dem Hauptstamm zufließende Menge zäheren Plasmas unter besonderen Umständen einmal nicht, um die Kontinuität zwischen Hauptstamm und Zweigen zu erhalten, dann werden die Zweige sich ablösen.

hinteren Kammern zurückzieht, wenn es aus der Mündung hervortritt, um die Neukammer zu bilden, so muß das Vorfließen mit einer raschen Volumvergrößerung des Weichkörpers verbunden sein, von der ganz ausgeschlossen erscheint, daß sie durch beschleunigte Quantitätszunahme der plasmatischen Bestandteile des Weichkörpers, also durch eine plötzliche Vermehrung der lebenden Substanz selbst, hervorgerufen sei[1]); zumal gerade zur Zeit der Kammerbildung gar keine Nahrung aufgenommen wird, die eine temporär so hochgradig gesteigerte Wachstumsintensität des Weichkörpers erklären könnte. Es ist vielmehr schlechterdings nicht zu bezweifeln, daß die erforderliche Volumenzunahme des Weichkörpers durch Aufquellung, d. h. durch Aufnahme von Wasser durch den Weichkörper erreicht wird, wobei daran erinnert werden mag, daß bei wasserlebigen Organismen auch im Bereich der Metazoen, bis zu den Wirbeltieren hinauf, zuweilen Perioden besonders reichlicher Wasseraufnahme eine besonders rasche Körpervolumzunahme veranlassen[2]). Schaudinn hat mir seinerzeit berichtet, daß bei der Kammerneubildung der *Polystomella* und andrer polythalamer Formen die zur Kammerbildung vorgetretene, in Umströmung begriffene Sarkodemasse sehr stark mit Vakuolen durchsetzt ist, die offenbar das postulierte von außen aufgenommene Wasser enthalten[3]).

Da das zur Aufquellung benötigte Wasser ganz allgemein osmotisch aufgenommen zu werden pflegt[4]), so müssen zur Zeit der Wasseraufnahme osmotisch wirksame Stoffe im Plasma in gewisser Menge auftreten, die dem umgebenden Meerwasser Wasser entziehen, während die im Meerwasser gelösten Seesalze von der semipermeablen Plasmaoberfläche nicht ungehindert eingelassen werden. Könnte bei dieser osmotischen Wasseraufnahme nicht die Kohlensäure als osmotisch wirksames Mittel in maßgebender Weise beteiligt sein?

Brandt (**95**) hat für die Radiolarien rechnerisch belegt, daß von den im Plasma der Radiolarien in Betracht kommenden osmotisch wirksamen Stoffen die Kohlensäure alle physikalischen Bedingungen erfüllen würde, um durch osmotische Anhäufung von Wasser innerhalb der Schwimmgallerte der Radiolarien das Aufsteigen derselben im Meerwasser durch Herabdrücken des spezifischen Gewichtes der Radiolarien zu erklären[5]) (cf. p. 199, 200). Im Anschluß an die Brandtschen Ausführungen muß hervorgehoben werden, daß die Kohlensäure, die ja während des Lebensprozesses überall entsteht, infolge ihres geringen Molekulargewichtes[6]) in hohem Grade geeignet sein muß, osmotische Wasser-

[1]) So müßte bei Anlage der Orbulinaschlußkammer, die ballonartig die ganzen vorhergegangenen Weichkörperteile in weitem Abstand einzuhüllen vermag (Taf. XXXV Fig. 2), das Plasma in der relativ kurzen Zeit des Kammerbildungsprozesses auf das Mehrfache seines vorherigen Gesamtbetrages angewachsen sein, um auf seiner Oberfläche die Orbulinawand abscheiden zu können.

[2]) Vgl. hierüber die Lehrbücher: Korschelt und Heider (**02** p. 162 ff.) und Morgan (Dtsche. Übers. **09** p. 293 ff.), wo die diesbezüglichen Ergebnisse von Sachs für Pflanzen, von Davenport für Froschlarven u. a. m erörtert werden.

[3]) Bereits mitgeteilt in Rhumbler **03** p. 206.

[4]) Bei der Teilung der Süßwassertestaceen quillt der ursprünglich allein in der Mutterschale geborgene Weichkörper in ganz kurzer Zeit auf das ungefähre Doppelte seines Volumens an, indem er das für die Tochter bestimmte Plasmaquantum aus der Schalenmündung hervorschiebt (cf. *Euglypha* Schewiakoff und Schaudinn **03** p. 555).

[5]) Hierbei darf daran erinnert werden, daß auch die von gewissen Amöben und Süßwassertestaceen (*Arcella*, *Difflugia lobostoma* [p. 238 Fußnote 2] u. a.) zum Aufsteigen im Weichkörper erzeugten Gasblasen von Bütschli (**80** p. 101) wegen der raschen Absorption derselben durch Kalilauge vermutungsweise als Kohlensäureblasen angesprochen worden sind.

[6]) Der osmotische Druck ist unter sonst gleichbleibenden Bedingungen dem Molekulargewicht der osmotisch wirksamen Substanzen umgekehrt proportional.

aufnahmen in den Zelleib hinein zu vermitteln; die weite Verbreitung aber des kohlensauren Kalkes als Kitt oder als einziges Wandmaterial bei den Foraminiferenschalen läßt es sehr wahrscheinlich erscheinen, daß bei den kalkschaligen Formen die Kohlensäure, welche wahrscheinlich den Kalzit später aus irgend welcher Ca-Verbindung als kohlensauren Kalk in Gestalt der Wandsubstanz ausfällt, zugleich auch die osmotische Wirksamkeit für die zur Kammererzeugung notwendige Wassereinfuhr ausübt. Das Wasser müßte dann, nachdem der Kalk in fester Form abgeschieden ist, von den Salzen des Meerwassers wieder auf osmotischem Wege aus der Sarkode ausgezogen werden, der Sarkodeleib müßte wieder abschwellen, denn nur im Wasser lösliche Substanzen (in unserem Falle die Kohlensäure) vermögen osmotisch Wasser anzuziehen und anderen löslichen Substanzen gegenüber (also in unserem Falle den Salzen des Meerwassers gegenüber) festzuhalten. Mit dieser schon früher (Rhumbler **03** a p. 206) vorgetragenen und auch von van Iterson (**07** p. 314) unterstützten Ansicht stimmt die bekannte Tatsache gut überein, daß die Sarkode die fertig gebildeten Endkammern nicht mehr vollständig ausfüllt, sondern nur als schmaler Wandbelag dieselben auskleidet [1]).

Bei solcher Annahme der Kohlensäure als die Osmose veranlassenden und die kammerbauende Sarkode aufquellenden Reagenzes sind jedoch Schwierigkeiten zu überwinden, nämlich einmal bliebe zu erklären, wo die sandschaligen Formen mit der Kohlensäure bleiben, da bei ihnen ja nur äußerst wenig (cf. p. 89) Kalzit in der Schalenwand niedergeschlagen wird und andererseits ist es, worauf mich mein Freund, der Physiologe August Pütter in privater Unterredung aufmerksam gemacht hat, doch auch fraglich, ob eine Plasmabeschaffenheit denkbar ist, die für Wasser durchlässig, für Kohlensäure aber undurchlässig ist. Die Kohlensäure entfaltet im allgemeinen ein so starkes Evasionsstreben, daß es wahrscheinlicher erscheint, die Kohlensäure stürze, wenn sie im Weichkörper zur Zeit der Kammerbildung in größerer Menge erzeugt werden sollte, durch die Plasmaoberfläche in das Meerwasser hinaus, als daß sie umgekehrt Wasser von außen in den Zelleib osmotisch hineinzöge. Ich möchte aber diese Schwierigkeiten nicht für unüberbrückbar halten. Man kann sich vorstellen, daß bei der Kammerabscheidung der Sandschaler die vorher osmotisch tätige Kohlensäure zur Herstellung einer durch die Oberfläche diosmierbaren Substanz (einem im Meerwasser löslichen Karbonat) aufgebraucht wird und darum aus dem Weichkörper austritt und daß andrenfalls bei den Kalkschalern die Kohlensäure durch Adsorption (eventuell unter Beihilfe einer gelatinierenden Phase) an dem Plasma oder an kolloidalen Plasmaprodukten (man denke an die Pseudochitinsubstanz der Schalenwandmasse) festgehalten wird, wie der Wasserstoff im Platinschwamm oder analog der Bindung von Gasen an Kohle [2]), ohne darum ihre Avidität nach dem Wasser, ihre osmotische Wirksamkeit [3]) also, einzubüßen.

In letzter Beziehung ist es nicht ohne Bedeutung, daß Biedermann (**01** p. 346—352) den Kalk im Crustaceenpanzer in chemischer Verkettung mit dem Chitin, nicht etwa bloß als einen Nebenbestand im morphologischen Sinne,

[1]) Nach unserer Annahme ist eben die Sarkode nach Fertigstellung der Neukammer unter Wasserverlust wieder abgeschwollen, nach Niederschlagung der Kohlensäure bei Entstehung des kohlensauren Kalkes entzog der osmotische Druck der Seesalze das vorher von der freien Kohlensäure festgehaltene Wasser dem Weichkörper wieder, weil der im Wasser unlösliche kohlensaure Kalk keine osmotische Wirkung mehr auszuüben vermag.

[2]) Man vergleiche bei Wo. Ostwald (**09** p. 169) »die Adsorption von Gasen durch kolloide und zwar vorwiegend (wenn nicht ausschließlich) durch emulsoide Lösungen«, die mit der Bindung von Gasen an Kohle verglichen wird. Das Plasma oder seine kolloidalen Produkte würden die adsorbierende Lösung vorstellen.

[3]) Vgl. hierzu auch die oben in der Fußnote 5 p. 307 wiedergegebene Vermutung Bütschlis in betreff der Gasvakuolen bei Amöben und Testaceen. Wenn es sich hier wirklich, was ich allerdings bezweifeln möchte, um CO_2 handelt, wäre die Möglichkeit einer Aufstauungsfähigkeit und einer Impermeabilität der Sarkode selbst für übersättigende, nicht durch Molekularadsorption verankerte, Kohlensäuremengen erwiesen.

antraf. Die adsorbierte Kohlensäure könnte die Verkettung zwischen der organischen Gerüstsubstanz und dem kohlensauren Kalk bis zur Intimität einer chemischen Bindung vermittelt haben. Auch Bredig wurde, wie Gebhardt (**01** p. 17) mitteilt, aus rein chemischen Gründen zu der Vermutung geführt, »daß der Kalk in den organischen Hartgebilden mindestens anfänglich in sog. »kolloïdalem« Zustand gelöst, oder besser, unendlich fein suspendiert vorhanden sei, ein Gedanke, dem er schon vorher gelegentlich öffentlichen Ausdruck (Bredig **98**) gegeben hatte«. Es könnte also auch hier die an dem organischen Substrat durch Adsorption festgekettete Kohlensäure nach ihrer Bindung mit Ca die feine Suspension oder selbst die chemische Bindung des entstandenen kohlensauren Kalkes an die organische Gerüstsubstanz ausgeführt haben.

Man wird sich angesichts der Tatsache, daß auch bei den Foraminiferen die organische Pseudochitinsubstanz aufs innigste mit dem Kalzit verbunden ist (cf. p. 108), der vorgetragenen Anschauung um so weniger entziehen, als Biedermann feststellen konnte, daß der im Crustaceenpanzer mit dem Chitin chemisch (nach unserer Annahme also durch die adsorbierte CO_2) gebundene Kalk unter Einwirkung von Wasser und von Neutralsalzen (darunter auch Kochsalz) innerhalb des organischen Kolloids in Kristallform ausfällt. Danach läßt sich nämlich begreifen, daß die auf die Weichkörperoberfläche ausgetragene kolloidale Pseudochitinkalzitmasse nach der Berührung mit dem Meerwasser den Kalzit in kristallinischem Zustand ausfällt, während die Pseudochitinmasse gleichzeitig durch das, auf sie wie ein Koagulator wirkende, Meerwasser erstarrt und dabei die Lagerung der Kalzitkriställchen in der oben angegebenen Weise (cf. p. 101) physikalisch bestimmt.

Bei dem Ausstehen hinreichend gesicherter physikalischer Erfahrungen auf diesem Gebiete mag nur das eine betont bleiben, daß sich aus Brandts (**95** p. 59, 60) Berechnungen für den Spezialfall der Radiolarienvakuolen die Notwendigkeit einer hier aktiven osmotisch-wirkenden Substanz ergibt, deren Molekulargewicht niedriger ist als 68,8. Da es sich nach Brandt aber nur um gelöste C-Verbindungen handeln kann, von diesen aber nur recht wenige ein geringeres Molekulargewicht als 68,8 besitzen, so bleibt es am nächstliegenden, bei den Schwimmvakuolen der Radiolarien an Kohlensäure zu denken, die das Molekulargewicht 44 hat und für die überdies auch alle weiteren Berechnungen stimmen. Auch bei den immerhin relativ nahverwandten Foraminiferen könnte, wie aus dem bereits Gesagten und dem Nachstehenden hervorgehen wird, die Annahme einer osmotischen Wirksamkeit der Kohlensäure eine ganze Reihe von Erscheinungen in einfacher Weise erklären.

Steinmann (**89** und **99** p. 42) hat auf Grund anorganismischer, an die bekannten früheren Versuche von Harting (**72**) anknüpfender Experimente folgende Theorie für die Entstehung von Kalkabscheidungen bei tierischen Organismen aufgestellt, bei welcher die Kohlensäure eine Rolle spielt: »Die aus der Lebenstätigkeit des tierischen Organismus ausgeschalteten Eiweisstoffe zerfallen infolge bakterieller Zerlegung (Fäulnis, Ref.) einerseits in Kohlensäure und Ammoniak, andrerseits in eine in frischem Zustand elastische und weiche sehr widerstandsfähige Substanz, das Conchyolin [das für unsere Zwecke durch Pseudochitin vertreten zu denken wäre, Ref.]; Kohlensäure und Ammoniak schlagen bei Gegenwart gelöster Kalksalze (Kalziumsulfat und -chlorid usw.) Kalkkarbonat nieder«; die Kalkabscheidung kann demnach als ein Prozeß aufgefaßt werden, der sich »außerhalb der eigentlichen Lebenstätigkeit des Tieres an den ausgeschalteten stickstoffhaltigen, leicht zersetzbaren Stoffen vollzieht«. (Steinmann **99** p. 43.)

W. Biedermann, dem sehr eingehende und kritisch einwandsfreie Untersuchungen über die Struktur und die Entstehung der Kalkschalen der Mollusken zu danken sind (Biedermann **01**, **01a**, **02**), hat die referierte »Fäulnistheorie« Steinmanns einer schroff abweisenden Kritik unterzogen[1]), der ich rücksichtlich der Foraminiferen nicht in

[1]) Cf. vor allem W. Biedermann (**01** p. 3—7, 149—159); bei Biedermann findet sich auch die anschließende Literatur über Kalkschalenbildung bei anderen Organismen zitiert.

jeder Beziehung beizupflichten vermag. Biedermann, der im übrigen mit Steinmann auf dem Standpunkt steht, »daß das Wesentliche der Schalenstruktur bei den Mollusken durch einen extrazellulär sich abspielenden eigenartigen Kristallisationsprozeß erklärt werden kann« (loc. cit. p. 149), erhebt zunächst Einwände, die sich auf den von Steinmann geführten Strukturenvergleich zwischen den künstlichen Gebilden und der Molluskenschale beziehen, die aber hier nicht in Betracht kommen, da für die Foraminiferenschale solche Strukturdissonanzen, wie sie Biedermann hervorhebt, nicht vorliegen und da auf diesem Gebiet tatsächlich die künstlichen und organismischen Strukturen erhebliche Ähnlichkeit besitzen[1]). Der zweite Einwand Biedermanns ist für uns wichtiger; er richtet sich gegen die Behauptung, daß Steinmann ohne Beihilfe von dem sonst bei ähnlichen Versuchen gebrauchten kohlensauren Alkali allein durch die Wirkung von $CaCl_2$-Lösung auf in Zersetzung begriffenes (CO_2 abgebendes) Hühnereiweiß Hartingsche Calcosphaeriten (= Sphärokrystalle von $CaCO_3$) erhalten zu haben glaubt; Biedermann hält die Annahme einer Wechselwirkung zwischen dem im Eiweiß stets enthaltenen Natriumkarbonat und dem Chlorkalzium bei Entstehung der Calcosphaeriten »für viel näher liegend«, zumal das von Steinmann benutzte Eiweiß nach seinen eigenen Angaben frisch und gar nicht in Zersetzung begriffen gewesen sei. Hiernach ist allerdings die Zersetzung des Eiweißes (durch Bakterien) als Kohlensäurequelle mehr wie fraglich geworden; an der Möglichkeit aber, daß der kohlensaure Kalk im Organismus durch wechselweise Wirkung von Ammoniak, der uns interessierenden Kohlensäure und irgendeinem Ca-Salz entstehen kann, ist darum in keiner Weise zu zweifeln.

Ließe sich die Steinmannsche Theorie bei künftigen Untersuchungen etwa in einer derart modifizierten Form halten, daß die aus dem Lebensbetrieb stammende Kohlensäure in alkalischer Umgebung den kohlensauren Kalk aus anderen Ca-Verbindungen direkt oder indirekt ausschlägt, dann würde man außer der erwähnten Aufquellung der Sarkode während der Kammerbildung und außer ihrer nachmaligen Abschwellung nach vollendeter Kammerbildung auch die Periodizität der Kammerbildung selbst einem naheliegenden Erklärungsversuch unterwerfen können. Man würde zu der plausiblen, prüfungswerten Vermutung geführt, daß die Kammerbildung jedesmal dann eintritt, wenn das angewachsene Volumen des lebenden Plasmas durch die zur Verfügung stehenden Oberflächen das Atemgeschäft nicht mehr in genügender Weise besorgen kann, so daß vor allem die Kohlensäureabfuhr ins Stocken gerät. Die Behinderung der Kohlensäureabgabe könnte sich, da in dem gestörten Betriebe keine Pseudopodien mehr ausgeschickt werden, die sonst das Abbaugas in das Außenmedium mit austragen helfen mögen, in kurzer Zeit dermaßen steigern, daß alsdann in ebenso kurzer Zeit, also in eine Periode zusammengedrängt, die Wasseraufnahme und das Ausfällen des Kalkes auf der während der Kammerbildung größer gewordenen Sarkodeoberfläche durch die im Körper aufgehäufte Kohlensäure vor sich ginge. Nach dem Kammeranbau wäre dann die aufgestaute Kohlensäure beseitigt und gleichzeitig wäre die Oberfläche für eine längere Periode hin soweit durch die Neukammer vergrößert, daß das Atemgeschäft längere Zeit durch die Körperoberfläche hindurch unbehindert ablaufen kann, bis das Volumen der mit der Nahrungsaufnahme anwachsenden lebenden Substanz für die neugeschaffene Oberfläche wieder zu groß geworden ist und zu einer erneuten rasch ansteigenden Aufstauung der Kohlensäure, also zu einer neuen Kammerbildung und damit zu einer abermaligen Regulation der Atemverhältnisse führt u. s. f.

---

[1]) Der von Steinmann ausgesprochene Satz: »Der Unterschied zwischen einem künstlich erzeugten Calcosphaeriten und einer *Orbulina*- oder *Globigerina*-Schale besteht nur darin, daß letztere einen zentralen Hohlraum und Wandporen besitzen. Die Anordnung und Beschaffenheit der Kalkspatkristalle ist die gleiche; daher liefern beide das optische Bild eines Sphärokristalles« besteht ungebrochen zu Recht (cf. p. 100, 101), wenn auch der nachfolgende Satz »zwischen einer Globigerinen- und einer Molluskenschale ohne Perlmutterschicht existieren aber nur formelle Unterschiede« nach Biedermann als unzutreffend gelöscht werden muß.

Dem Gesagten zufolge fände eine Kammerbildung dann statt, wenn die in der Schale geborgenen Weichkörperteile infolge ihres Wachstums einer größeren Oberfläche[1]) bedürfen. Es werden also voraussichtlich alle Faktoren, welche den Substanzzuwachs fördern, wie etwa reichliche Nahrung, geeignete Temperaturen usw. die Kammerbildungszeiten einander nähern, ungünstige Ernährungsverhältnisse aber die einzelnen Kammerbildungen zeitlich auseinanderdehnen; die Kammerbildungsperioden werden demnach sehr ungleich ausfallen können[2]).

Noch weiteres ist zugunsten der Kohlensäure anzuführen. Die oben p. 176 im Anschluß an van Iterson aufgestellte Formel für die Inhalte sukzedierender Kammern gilt, wie wir bereits in der Fußnote 1 daselbst hervorgehoben haben[3]), unter der Voraussetzung, daß beim Vorfließen der kammerbauenden Sarkode auch der Inhalt aller früheren Kammern mit aufquillt und bei dem Hervorquellen der Neukammerblase mitschieben hilft. Auch in dieser Hinsicht wird die Annahme der Kohlensäure als Veranlasserin des Kammerbaues unterstützt, denn es läßt sich nicht leicht ein Prozeß ausfindig machen, der den kleinsten Plasmateilchen so allgemein zukäme wie der Atemprozeß mit seiner Kohlensäureabgabe; indem der gesamte Plasmainhalt unter der Kohlensäurestockung Wasser aufnimmt, quillt er eben als »Ganzes« »nicht nur partiell«, nicht etwa nur im Bereich der Endkammer, auf.

Schließlich mag darauf hingewiesen werden, daß sich auch der oben p. 186—188 erörterte Biformismus der mikrosphärischen Miliolinen auf Grund der Kohlensäuretheorie dem Verständnis näher bringen läßt. Es wurde p. 187 ausgeführt, daß der Umschlag der Kammeranordnung im Primordialteil dieser Foraminiferenindividuen (Textfig. XLV B p. 186) mit dem Ausfluß viel beträchtlicherer Quantitäten von kammerbauender Sarkode verknüpft gewesen sein muß, als sich aus der Ordnungsnummer der den Umschlag einleitenden Kammer erwarten ließ. Man kann diese Tatsache im Anschluß an van Iterson (**07** p. 319) und an frühere Ausführungen von mir (Rhumbler **03**a p. 244) dadurch erklären, daß die Stauung der Kohlensäure bei der Bildung der Änderungskammer mit einemmal verhältnismäßig viel intensiver und energischer auftrat, als in den vorausgehenden Erstlingskammern. Bei der Bildung der kleineren Erstlingskammern wird nämlich infolge einer relativ großen Oberfläche des noch kleinen Sarkode-

[1]) Daß das Oberflächenbedürfnis des wachsenden Weichkörpers bei der Neukammerbildung stärker in Frage kommt als das eigentliche Raumbedürfnis, kann aus der Tatsache entnommen werden, daß die neugebauten Endkammern längere Zeit hindurch nach dem Kammerbau nur sehr unvollkommen mit (vorwiegend wandständigem!) Plasma erfüllt zu sein pflegen.

[2]) *Miliola obesa* Schultze bildete nach Schultze (**54**) innerhalb vier Wochen zwei neue Kammern. Schaudinn (**95** p. 196) fand bei *Calcituba* als durchschnittliche Bildungszeit einer Kammer von mittlerer Größe 3 Tage; zwischen den Bildungszeiten können sich verschieden lange Ruhezustände (ohne Nahrungsaufnahme) einschieben. Die Makrosphärischen des *Peneroplis*, die nach 2—3 Monaten geschlechtsreif werden, haben in dieser Zeit 23—27 Kammern gebildet (cf. Winter **07** p. 17, 24); zuweilen werden bei dieser Form mehrere (bis drei) Kammern in kurzer Frist hintereinander aufgebaut, wonach dann eine Pause von 1—2 Wochen folgen kann, die nicht von Kammerbildungen unterbrochen wird. Genauere Angaben über Kammerbildungszeiten und ihre Intervalle fehlen noch.

[3]) Es muß hierbei aber darauf aufmerksam gemacht werden, daß das q, welches als Progressionsquotient für die Kammerinhalte gilt, nicht mit dem q für die Kammerdurchmesser identisch ist (cf. p. 177 Fußnote 1). Setzt man q als Quotienten für die Inhalte, dann ist der Durchmesserquotient $= \sqrt[3]{q}$ und der Oberflächenquotient $= (\sqrt[3]{q})^2$; setzt man aber q als Durchmesserquotient, dann ist der Oberflächenquotient $= q^2$, der Inhaltsquotient $= q^3$.

leibes eine Kohlensäurestauung im Sinne unserer Theorie in viel geringerem Maße auftreten [1]) als dann, wenn der Plasmakörper eine gewisse Größenstufe erreicht hat, denn mit dem Größerwerden wachsen die Inhalte in der dritten Potenz, die Oberflächen ähnlicher Körper aber nur in der zweiten Potenz. Dazu kommt aber noch, daß bei den kleinen Kammern der Oberflächendruck der Neukammerblasen einen bedeutenden Wert besitzen (p. 187, 188) und darum mit dem osmotischen Druck des Meerwassers zusammen der Ausdehnung der kammerbauenden Sarkode entgegenwirken muß. Bei der Bildung von den größeren Kammern wird also nicht nur die Kohlensäure in größerer Menge angestaut, sondern gleichzeitig auch der Oberflächendruck einen viel geringeren Wert erlangen, so daß sich die späteren Neukammerblasen bei demselben osmotischen Druck (der Kohlensäure) verhältnismäßig mehr ausdehnen werden und darum auch, wie früher ausgeführt, weitere Flußflächen bestreichen können.

Man sieht, daß trotz der früher genannten Schwierigkeiten die Kohlensäuretheorie noch durchaus diskutierbar bleibt und daß sie im Falle ihrer Bestätigung gar manches zu erklären vermag.

Die verschiedenen Vermehrungsweisen der Foraminiferen.

Man kann die Vermehrungsweisen der Foraminiferen in zwei Gruppen einteilen, von denen die eine Gruppe dadurch charakterisiert ist, daß bei ihr Teile der Mutterschale den Tochtertieren mitgegeben werden, während bei der anderen die Sprößlinge (entweder als Plasmodien oder als Embryonen oder schließlich als Schwärmsporen) zunächst schalenlos zur Anlage kommen, so daß die Schale erst nachträglich früher oder später (entweder schon innerhalb der Mutterschale oder erst nach dem Verlassen derselben) von den Sprößlingen selbst gebildet werden muß.

a) Erste Gruppe der Vermehrungsweisen: Teile der Mutterschale werden den Tochtertieren mitgegeben.

1. **Schalenteilung:** Eine Schalenteilung nach erfolgter Kernvermehrung, als unverkennbares Analogon andrer Zellteilungen, kommt nur bei solchen Foraminiferen vor, die eine weiche bis zähflüssige, oder spezieller ausgedrückt eine mehr oder weniger leicht auseinanderziehbare Schale besitzen und die durch die Schalenwand hindurch Pseudopodien nach entgegengesetzten Seiten zu entwickeln vermögen; sie ist mit andern Worten auf die Myxothecinen und Allogromiinen beschränkt. So hat Schaudinn (**93** p. 28) eine derartige Teilung für *Myxotheca* wahrscheinlich gemacht, und andererseits ist sie von Moebius (**88** p. 16) für *Allogromia* sowie von Cienkowsky (**76** t. 6 f. 44—47) und Maupas (**82**) für die der *Allogromia* nahverwandte *Lieberkühnia* beobachtet worden (Textfig. CI) [2]).

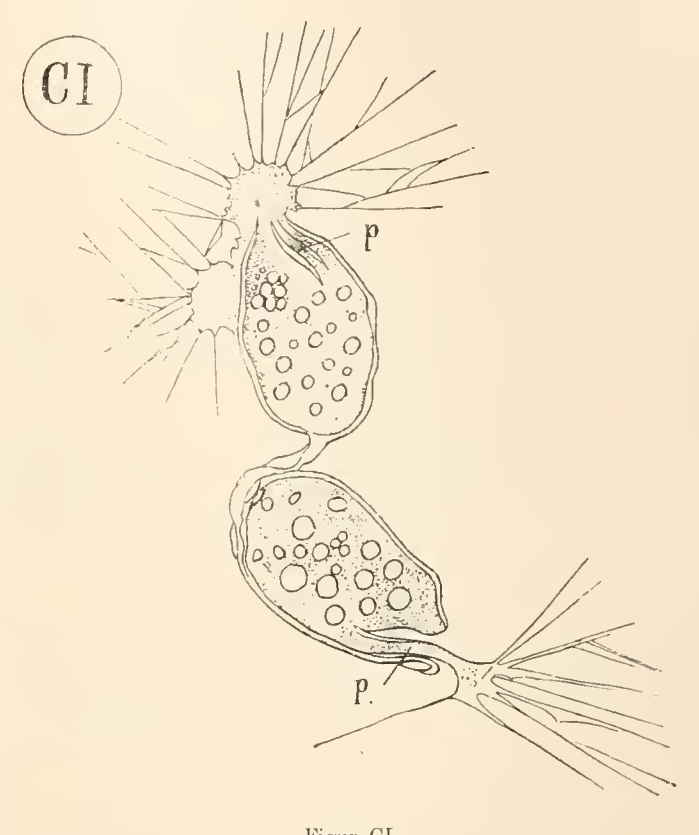
Die einfache Auseinanderziehbarkeit geht bei den höheren Foraminiferen mit der Erstarrung der Hülle zu einer formbeständigen Schale naturgemäß verloren. Für die höheren

[1]) Zumal die kleineren Erstlingskammern auch aus oben p. 187 erörterten Gründen eine dünnere, also von den Atemgasen leichter passierbare Schalenwand besitzen, als die späteren Kammern, die in den neuen Aufwindungsmodus umschlagen.

[2]) cf. auch Penard **07** p. 257 und Swarczewsky **09** p. 405.

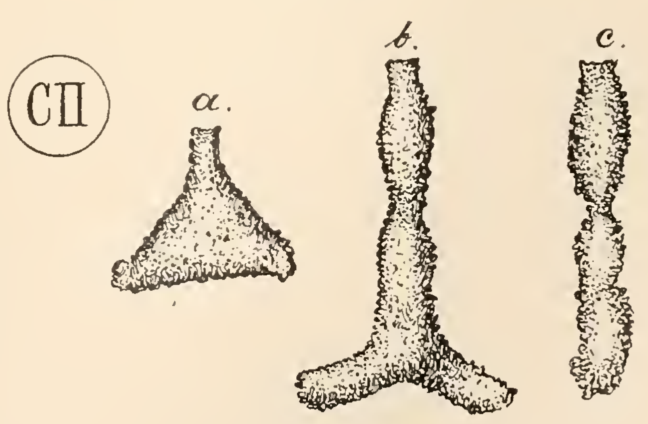
Formen werden daher gewaltsamere oder durch Resorption von Schalenwandteilen unterstützte Zertrennungen notwendig, oder aber der Weichkörper teilt sich für sich allein, und seine Teilstücke müssen sich ihre Schalen selbständig erzeugen; so bietet sich der Anschluß an die folgenden Vermehrungsweisen.

2. **Schalenzertrennung:** Durch zufällige äußere Gewaltakte zersplitterte Tiere regenerieren bekanntlich wieder, wenn die entstandenen Teilstücke Kerne besitzen (cf. p. 22, 191, 294). Ein Fall ganz ähnlicher Art, den man als eine spontane Zersplitterung bezeichnen könnte, ist in der Schalenzertrennung (cf. p. 28, 158) gegeben, wie sie bis jetzt nur für einzelne Formen konstatiert worden ist. Die betreffenden Formen wachsen zu relativ beträchtlicher Ausdehnung, sie zerfallen dann in einzelne Stücke, von denen jedes einen Teil der Mutterschale mit sich trägt, und jedes Teilstück lebt für sich unter Ansatz von neuen Schalenteilen weiter. Dabei scheinen zuweilen äußere mechanische Faktoren (Schwerewirkung auf die Calcitubaschale, Schaudinn **95** p. 201, 202) den Anstoß zur Zertrennung geben zu können. Die höchste Stufe erreicht dieser Vorgang in dem oben (p. 28, 158) näher beschriebenen Zertrennungsvorgang der *Orbitolites* (Taf. XIV, Fig. 6—8), welche durch Resorption von Schalenwandsubstanz das Auseinanderbrechen der Schalenteile mit entsprechendem weiterlebenden, plasmatischen Inhalt aus freien Stücken veranlassen kann.



Figur CI.
Teilung der *Lieberkühnia paludosa* (Cienk.).
Die Tochtertiere stehen kurz vor ihrer Trennung; die Schale ist bereits durchgeteilt. P = Pseudopodienstiele. Vergr.: ca. 75 : 1; nach Cienkowsky (**76** t. 6).

Die Schalenzertrennung kommt einerseits vor: bei radiärkonstruierten Formen, zu denen außer gewissen (Textfig. CII) *Astrorhiza*- und *Rhabdammina*-Arten (cf. Rhumbler **05** p. 98, 99) und außer *Calcituba* in dieser Beziehung auch die zyklische *Orbitolites* angesichts der radiären Stellung ihrer Mündungsachsen gezählt werden kann. Bei ihnen kann das Gegeneinanderspielen der, aus den (auf verschiedenen Strahlen gelegenen) Schalen-



Figur CII.
Astrorhiza angulosa-granulosa Brady. *a* = die seitherige *A. angulosa*; *c* = die von ihr abgelöste *A. granulosa*; *b* = Verbindungsstadium zwischen beiden. Aus dem Material der »GAUSS«-Expedition. Vergr.: 7 : 1.

mündungen austretenden Pseudopodien ohne besondere Aufwendungen leicht zur Zertrennung der Schalen benutzt werden, und es wird andererseits bei solchen Nodosariden gefunden, die ihre Kammern oder ganze Sätze von Kammern (Taf. XXI, Fig. 1, 2 und 5, 6) auf dünnen Mündungshälsen aufsetzen, und die darum leicht entweder bei äußeren mechanischen Anlässen passiv durchgebrochen werden oder doch durch nur ganz geringfügige Resorptionsvorgänge an den zusammengeengten Schalenstellen ohne besondere Anstrengungen zum selbsttätigen Auseinanderfallen gebracht werden können (Taf. XXI, Fig. 21; cf. auch die Lageninen im system. Teil).

Bei allen festgefügten, vor allem bei allen spiralischen Formen fehlt offenbar diese Vermehrungsweise gänzlich[1]); die Zertrennung würde viel zu umständlich ausfallen müssen, um mit einfacheren, z. B. mit der gleich zu behandelnden Plasmodienbildung konkurrieren zu können.

b) Zweite Gruppe der Vermehrungsweisen: die Tochtertiere müssen sich ihre Schalen neu bilden.

In dieser überschriftlich genannten Gruppe lassen sich drei Untergruppen unterscheiden, die sich auf ein verschiedenes Verhalten der Kernsubstanzen gründen.

Die erste Untergruppe umfaßt diejenigen Fälle, in welchen die Kerne der Sprößlinge Nukleiten (cf. p. 289), d. h. zu eventueller Multipelteilung befähigte Totalkerne [ohne Trennung von prävalenten Kernen und Chromidien] sind. Die Sprößlinge selbst können als »Schizoiten« bezeichnet werden, unter denen dann wieder »Plasmodien« und »Plasmodiosphären« Spezialfälle darstellen.

Die zweite Untergruppe umfaßt solche Vorgänge, bei denen sich innerhalb der Sprößlinge prävalente Kerne, nämlich Prinzipalkerne oder Makronuklei, auf dem Umwege einer Chromidialbildung, d. h. durch Verschmelzung ursprünglicher Chromidien hervorbilden. Die Sprößlinge heißen in solchen Fällen Embryonen.

Bei der dritten Untergruppe bilden sich die Kerne der Sprößlinge als Kopulationsprodukt von Schwärmsporenkernen. Die Sprößlinge dieser Untergruppe sind die Schwärmsporen bzw. die aus ihrer Kopulation hervorgegangenen Mikrosphären.

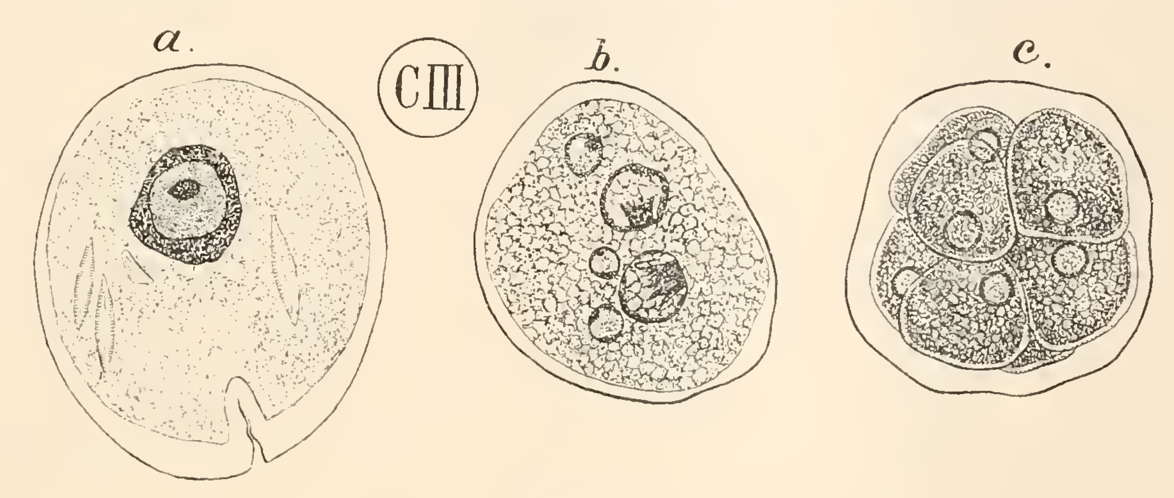
α) Erste Untergruppe: Die Kerne der Sprößlinge sind Nukleiten, die in Multipelteilung eintreten können. Die Sprößlinge sind Schizoiten, die Muttertiere Schizonten.

Die Kernverhältnisse dieser Untergruppe scheinen dadurch gekennzeichnet, daß die Kerne die Fähigkeit, Lininsubstanzen zu erzeugen, nicht an extranukleäre Chromidien (cf. p. 278) abgeben und darum auch ihre von der Anwesenheit des Linins abhängige Teilungsfähigkeit behalten, die sie zur Multipelteilung ausgebildet haben.

[1]) Die sogenannten Doppel- und Spaltungsmonstra, die bei spiralischen Formen angetroffen werden, gehören, wie aus früheren Erörterungen (p. 192 ff.) hervorgeht, keinenfalls hierher; vgl. auch Rhumbler 02.

3.[1]) Die einfachste Form der in der Überschrift genannten Vermehrungsweisen ist diejenige Art der **Schizogonie,** die in jüngster Zeit von Swarczewsky (**09** p. 402) für *Allogromia ovoidea* Rhumbl. beschrieben wurde.

Nach einer Kernvermehrung, die hier sicher nach dem multiplen Typus ohne Abgabe von Chromidien verläuft, zerfällt der Plasmaleib des Muttertieres im Innern seiner Hüllschale in mehrere einkernige[2]) Tochterindividuen (Textfig. CIII), die in der Mutterschale einige Zeit



Figur CIII.
Schizogonie von *Allogromia ovoidea* Rhumbl. Fig. *a* = Schizont im einkernigen Zustand. — Fig. *b* = durch Multipelteilung des Kerns mehrkernig geworden; die beiden großen Kerne haben ihre Teilung noch nicht vollendet. — Fig. *c* = in Tochtertiere zerfallen Vergr.: 760 : 1. — Nach Swarczewsky (**09** t. 19 f. 13, 32, 63).

bleiben und hier ihre eignen Schalen bilden. Wahrscheinlich geht dann allmählich die Mutterschale durch Aufquellung und Verfall zugrunde und läßt die Tochtertiere frei.

Es handelt sich hier um eine spontane Zerfallsvermehrung, die aber im Gegensatz zu der vorher besprochenen Schalenzertrennung auf den Weichkörper beschränkt bleibt, sich also auf die Schale des Muttertieres nicht erstreckt. Die Schizogonie vermittelt eine raschere Vermehrung als die einfache Schalenteilung, die kurz zuvor (p. 312) für die nahverwandte *Lieberkühnia paludosa* (Textfig. CI) angeführt wurde; sie macht außerdem aber die entstehenden Sprößlinge von der Mutterschale unabhängig, ein Umstand, der ihre Verwendung bei kalkschaligen polythalamen Formen besonders gefördert haben mag, bei denen sonst, d. h. wenn die Mutterschale für die Sprößlingsschale morphologische Teilbestandteile hätte mitgeben sollen, umständlichere Resorptionen oder größere Kraftanstrengungen erforderlich gewesen wären, die nur, wie wir wissen (p. 313, 314), unter sonst günstigen Umständen wirklich geleistet werden.

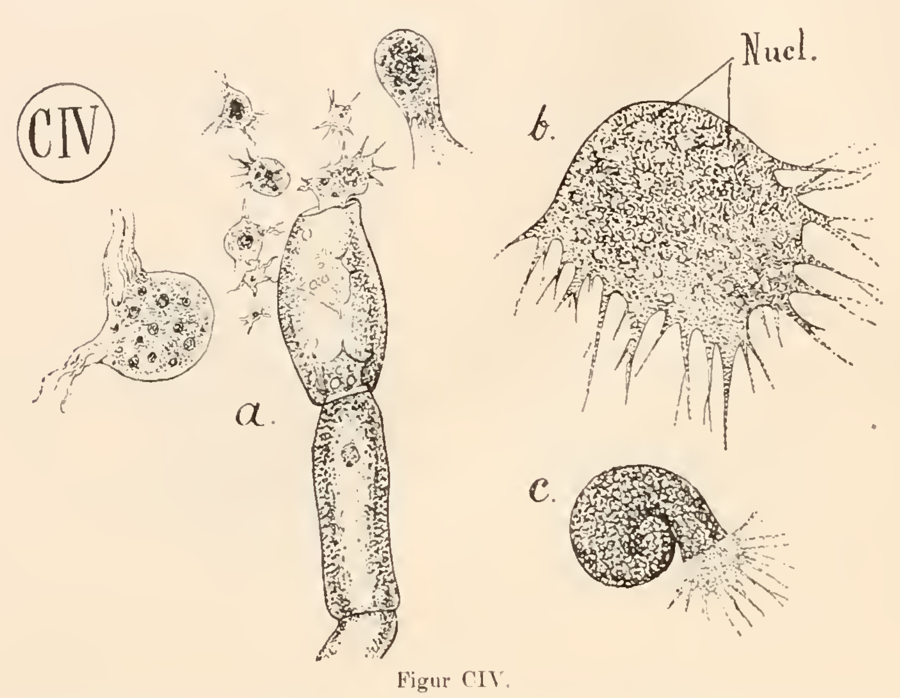
So kehrt die Schizogonie der monothalamen Formen bei der Plasmodienbildung polythalamer Arten wieder.

4. **Plasmodienbildung** bei *Calcituba.* Der Plasmaleib des Muttertieres zerfällt in eine größere Zahl von Teilstücken mit Nukleiten (ohne Chromidien), diese Teilstücke kriechen als

[1]) Die verschiedenen Nuancen der Fortpflanzungsweisen sind im Nachstehenden ohne Rücksicht auf ihre Stellung in einer Gruppe oder Untergruppe fortlaufend numeriert; 3. schließt also an 2. Schalenzertrennung an, usw.

[2]) Die Größe der Kerne in den Tochterindividuen variiert nach Swarczewsky etwas, aber nur unbedeutend.

»Plasmodien« (Textfig. CIV *a*) aus und bilden sich über kurz oder lang eine eigene Schale. Nach Schaudinn (**95** p. 198) können die ausgewanderten Plasmodien unter Umständen sehr lange Zeit (3 Monate und mehr) im nackten Zustand frei leben und sich in diesem auch teilen, ehe sie ihre Schale abscheiden.



Figur CIV.

Plasmodienbildung von *Calcituba polymorpha* Roboz. — *a* = die Plasmodien wandern aus der Schalenmündung des Schizonten aus; *b* = sehr großes Plasmodium mit vielen Nukleiten (Nucl.). — *c* = eine junge, aus einem Plasmodium hervergegangene Calcituba, während der Schalenbildung. Vergr.: *a* = 500:1; *b* und *c* = 75:1; nach Schaudinn **95**, t. 14 f. 18, 3, 4.

5. **Plasmodiosphärenbildung** bei anderen polythalamen Formen.

Als »plasmodiosphärisch« bezeichne ich (p. 291) diejenigen Schalengenerationen, die sich, mit verschieden großen Embryonalkammern (= Plasmodiosphären) ausgestattet, offenbar gar nicht selten zwischen die mikrosphärischen und makrosphärischen Hauptgenerationen einschalten können[1]. Obgleich die Kernverhältnisse dieser Zwischengenerationen noch nicht sicher bekannt sind, ist es sehr wahrscheinlich (cf. p. 291, 292), daß sie Nukleiten mit Multipelteilung (Textfigur LXXXVI p. 279 und LXXXXI p. 292), also weder Prinzipalkerne noch Chromidien, besitzen. Sie entsprechen in dieser Beziehung wohl ganz und gar der Schizoiten bildenden Generation der *Allogromia* (cf. p. 315). Ihre Schizoiten haben jedoch der aus dem Muttertier mitgebrachten Embryonalkammer nach ihrem Selbständigwerden neue Kammern zuzufügen, während die Schizoiten der *Allogromia* beim Freiwerden monothalam sind und auch bei weiterem Wachstum monothalam bleiben. Im Unterschied zu den sonst gleichwertigen Plasmodien der *Calcituba* treten die Schizoiten nicht nackt aus, sondern sie bilden ihre Plasmodiosphäre, schon innerhalb der Mutter (Taf. XII Fig. 2).

Auf welche Weise sich die Plasmodiosphärischen kerngeschichtlich zwischen die Mikrosphärischen und Makrosphärischen einschieben mögen, soll durch die spätere Textfig. CX und ihre Erklärung veranschaulicht werden.

Außer den bereits oben (p. 291, 292) genannten Fällen bei *Discorbina, Truncatulina, Polystomella, Orbitolites* und *Vertebralina* (Taf. XII Fig. 2) dürften auch die sogenannten *Peneroplen*-greise Winters[2]) und die später (p. 317 Fußnote 3) genannte Sprößlingsbildung bei *Patellina*

[1]) Die Plasmodiosphären können durch die wahrscheinlich sehr schwankende Größenentwicklung der ursprünglichen Sprößlingsanlagen den Größenunterschied zwischen Mikro- und Makrosphären fast gänzlich verwischen.

[2]) Sie besitzen nach Winter (**07** p. 19) einen oder »mehrere Makronuklei« (wahrscheinlich Nukleiten Ref.) und entbehren ein vollentwickeltes extranukleäres Chromidium.

hierherzurechnen sein, bei der die sonst für diese Form übliche Cytogamie während der Fortpflanzung unterbleibt.

6. Unter Vorschaltung einer **Cytogamie** erzeugte Sprößlinge.

Als »Cytogamie« habe ich diejenige Art von Plastogamie[1]) bezeichnet, auf welche in unverkennbarem Anschluß an die Verschmelzungsvorgänge selbst eine Hervorbildung von Sprößlingen erfolgt, ohne daß jedoch seither Kernverschmelzungen während oder nach der Verschmelzung der Plasmaleiber hätten konstatiert werden können. Cytogamie ist also: Plastogamie mit nachfolgender Sprößlingsbildung (cf. Rhumbler **98**a p. 82) ohne Karyogamie.

Die cytogamische Zusammenschmelzung der Plasmaleiber der Muttertiere führt zu gegenseitiger Berührung der beiderseitigen Schalen und weiter noch zu einer gegenseitigen Verkittung oder Verkoppelung derselben, so daß die oben p. 196 bereits behandelten Koppelschalen entstehen, deren gegenseitige Kommunikation, die anfänglich durch die Mündungen hindurch ermöglicht ist, noch durch Resorption der aneinanderliegenden Wandteile der zusammengetretenen Schalen wesentlich gesteigert werden kann (cf. p. 158. 159).

Die genaueren Vorgänge bei der Cytogamie, die von Schaudinn (**95**a p. 187, 188) bei *Patellina corrugata* Will. und bei *Discorbina globularis* d'Orb. an lebenden Tieren beobachtet und an konserviertem Material kontrolliert werden konnten, zeigten, daß nur solche Tiere in die Cytogamie eintraten, die bloß einen Kern besaßen (nicht mehr). Die Kerne der beiden Kopulanten mußten sich außerdem auf gleichem Stadium befinden[2]).

Einige Zeit nach der Verkoppelung, bei *Patellina* früher — schon nach wenigen Stunden, aber bisweilen auch erst nach einigen Tagen — bei *Discorbina* dagegen, deren Koppelpaare oft noch lange Zeit umherkriechen und Nahrung aufnehmen, erst relativ spät erfolgt, in beiden Kopulanten gleichzeitig, die Kernvermehrung, die sich deutlich als eine, allerdings etwas modifizierte, Multipelteilung zu erkennen gibt, und hierauf der Zerfall des Weichkörpers in Sprößlinge, die noch innerhalb der Mutterschalen sich eine neue eigene Schale bilden, ehe sie die leer zurückbleibende Koppelschale der Muttertiere verlassen (cf. p. 159).

Bei *Patellina* rückt der während des Ruhestadiums in der Embryonalkammer gelegene Kern (cf. p. 263 Taf. VII Fig. 11, 13, 14) in die Spirale hinein, streckt sich in die Länge, nimmt Flüssigkeit auf und wird vakuolisiert. Die chromatische Substanz sondert sich innerhalb der jetzt deutlich erkennbaren Kernmembran in mehrere (selten nur zwei: meist 7—10) hintereinander gelegene Abschnitte: dann verschwindet die Kernmembran, die Kernsegmente lösen sich voneinander und zerstreuen sich unter Abrundung im Plasma[3]). Während sich hier infolge der Längsstreckung des Kernes in der schmalen Kammerröhre die Kernsubstanzgruppen, die zu den Tochterkernen werden, in einer Längsreihe anordnen, bleibt der Kern in den aufgeblähten Kammern der *Discorbina* kugelig und die entsprechenden Kernsubstanzgruppen nehmen ähnlich wie bei *Calcituba* (cf. p. 290 Textfig. LXXXX) vor dem Zerfall des Kernes die peripheren Teile desselben ein: »während sie aber bei *Calcituba* klein und in großer Zahl vorhanden sind, werden bei *Discorbina*.

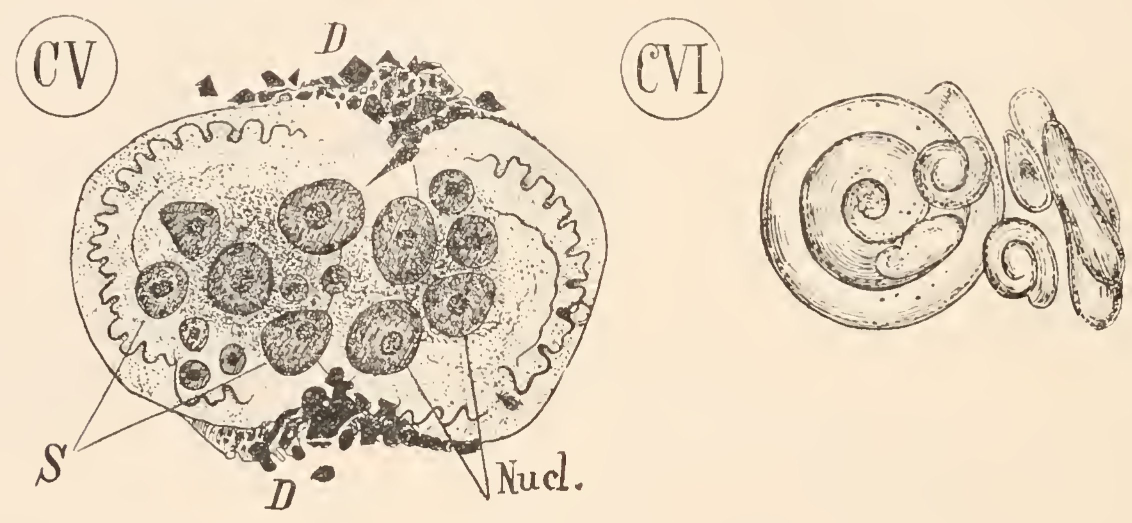
[1]) Plastogamie = Verschmelzung zweier Plasmaleiber ursprünglich getrennter Individuen.

[2]) So konnten z. B. Tiere, von denen eins mehrkernig, das andere einkernig war, oder solche, die zwar beide einkernig, aber von denen der eine Kern im Ruhezustand, der andere in Vorbereitung zur Vermehrung begriffen war nicht zur Verschmelzung gebracht werden.

[3]) Dieselben Vorgänge können auch bei gewöhnlichen Einzeltieren, also ohne vorausgehende Cytogamie zur Vermehrung führen; andrerseits können aber auch drei oder vier, ja selbst fünf Patellinen (Schaudinn **95**a p. 187) sich zur Brutbildung cytogamisch vereinigen.

wie bei *Patellina* nur wenige größere gebildet« [also wohl ähnlich wie bei der nicht cytogamischen *Truncatulina* Textfig. LXXXVI b, p. 279].

Die aus der Cytogamie hervorgehenden Sprößlinge besitzen meistens nur einen, offenbar sehr deutlichen, scharf zirkumskripten Kern (nur ausnahmsweise erhält ein Sprößling zwei oder drei Kerne); die Größe der Sprößlinge steht im Verhältnis zur Größe der Kerne (Textfig. CV). Da sich die Kerne nicht aus Chromidien hervorbilden und da sie augenscheinlich auch keine solchen neben sich haben, werden die Sprößlinge besser nicht als »Embryonen«, wie oben p. 159 noch im Anschluß an Schaudinn geschehen ist, sondern zweckmäßiger als Schizoiten bezeichnet; sie entsprechen in dieser Hinsicht viel eher den Plasmodien der *Calcituba*, von denen sie sich nur durch die, ihrer Bildung vorausgegangene, Cytogamie unterscheiden.



Figuren CV und CVI.

Fig. CV. Zwei cytogamisch verbundene Individuen von *Patellina corrugata* in Sprößlingsbildung begriffen. von unten gesehen *D* = Detritushaufen, mit welchen die Copulanten die unter ihren Schalen und dem Untergrund offenklaffende Schlitze verstopft haben; *S* = Sprößlinge; *Nucl.* = Nukleiten derselben. Vergr.: nicht angegeben; nach Schaudinn **95** a p. 185.

Fig. CIV. Ein cytogamisch kopuliertes Schalenpaar der *Spirillina vivipara* Ehrbg. (Exemplare von Laysan), dessen Verbindung sich beim Eindecken unterm Deckglas gelöst hat, mit 4 Sprößlingen. Vergr.: 300 : 1.

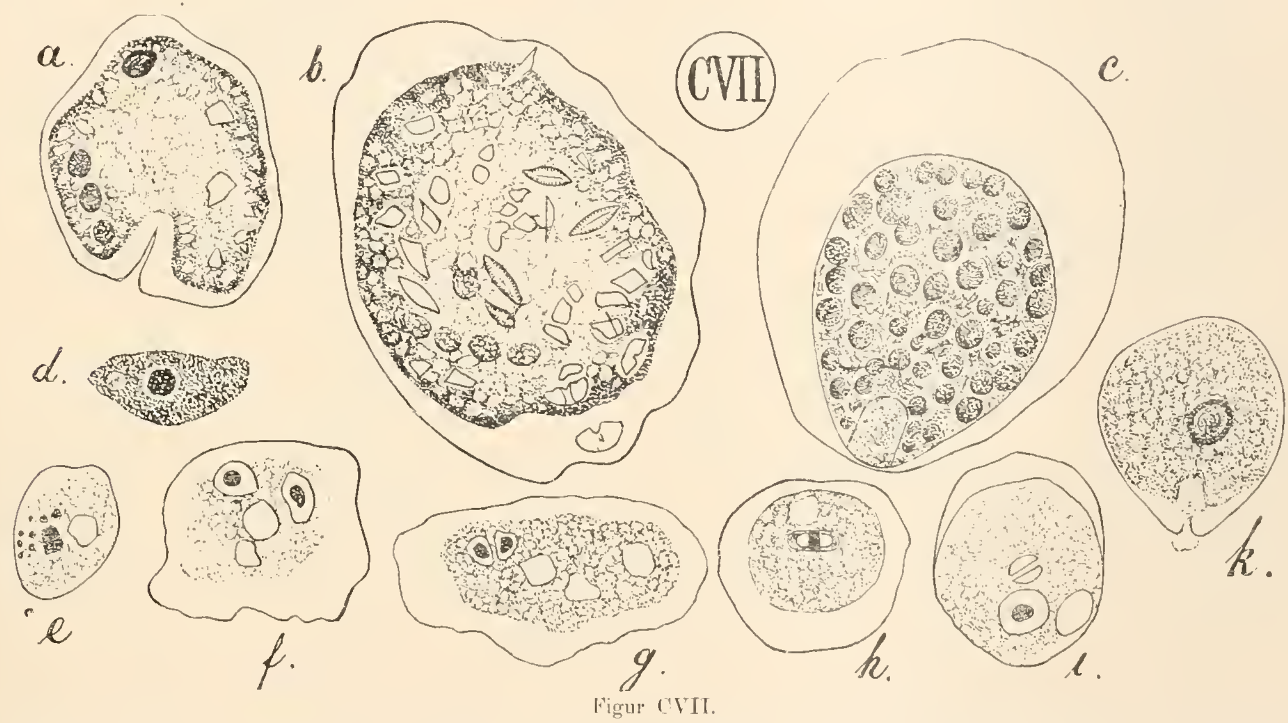
Außer den genannten Fällen kommt Cytogamie auch bei *Spirillina vivipara* Ehrbg. vor, wie Textfig. CVI zeigt[1]). Die konkav-konvexen Schalen waren, als sie aufgefunden wurden, mit ihren Rändern aufeinandergelegt und enthielten in dem Hohlraum, den sie auf diese Weise umschlossen (cf. *Discorbina* Schaudinn **95** a p. 188) die vier Sprößlinge, deren Embryonalkammern ungefähr ebensogroß waren wie diejenigen der beiden Mutterschalen (ca. 30 μ). Ein Umschlag der Generationen, von Makrosphärischen zu Mikrosphärischen oder umgekehrt findet also nach der Cytogamie ebensowenig statt, als auch die Verkoppelung selbst die Vereinigung ungleichnamiger Individuen keinenfalls zur Voraussetzung hat. Das mag hier betont werden, da die Schaudinnschen Befunde über die Wertigkeit der Kopulanten nichts aussagen.

Ob die oben p. 196 von *Textularia folium* und *Bulimina* genannten Koppelschalen gleichfalls Sprößlinge hervorbilden, ist unbekannt.

[1]) Vgl. auch die Abbildung einer anderen Koppelschale derselben Spezies bei Rhumbler **98** a p. 85 f. 13.

β) Zweite Untergruppe: Die Kerne der Sprößlinge entstehen durch Zusammenballung von Chromidien des Muttertieres, also durch Prinzipalkernbildung. Die Sprößlinge sind entweder Amöbosporen oder Embryonen.

7. **Kopulation von Amöbosporen:** Für *Allogromia ovoidea* hat Swarczewsky (**09** p. 405) einen Vermehrungsvorgang beschrieben, den man in kerngeschichtlicher Hinsicht der Embryonenbildung andrer Foraminiferen gleichsetzen könnte, wenn nicht nach den Angaben Swarczewskys eine nachträgliche Kopulation der ausgeschlüpften amöboiden Sprößlinge stattfände. Swarczewsky bezeichnet den Vorgang als Gamogonie[1]), während die aus ihm hervorgehenden Sprößlinge wegen ihrer nachmaligen Kopulation und ihrer gleichmäßigen Größe von ihm »Isogameten« genannt werden.



Figur CVII.

Amöbosporenbildung von *Allogromia ovoidea* Rhumbl. — Fig. *a* — die Kerne sind noch mit Chromatin erfüllt. Auf der Oberfläche des Tieres aber beginnt sich schon ein Chromidialnetz zu bilden. — Fig. *b* — die Kerne sind stark abgeblaßt. Die Oberfläche des Tieres stellt ein stark chromatisches Netz dar. — Fig. *c* — Zerfall der Oberfläche des Tieres in Sprößlinge. — Fig. *d* — ein Sprößling mit sich rekonstruierendem Kern; das Plasma von kleinen Chromatinpartikelchen erfüllt. — Fig. *e* — desgl. mit fast rekonstruiertem Kern und sehr wenig Chromidialkörnchen. — Fig. *f*—*h* = Kopulation und Karyogamie *h* der Sprößlinge. — Fig. *i* = eine junge *Allogromia*. — Fig. *k* — desgl. fertig gebildet. — Vergr.: *a*—*c* = 750 : 1; *d*—*k* = 1000 : 1. — Nach Swarczewsky (**09** t. 19 f. 35, 36, 39, 40—44, 46, 47).

Die 8—14 Kerne mittelgroßer Tiere (Textfig. CVII *a*) verlieren bei der Amöbosporenbildung allmählich ihr Chromatin und stellen schließlich ganz schwach färbbare Blasen mit sehr deutlicher innerer Netzstruktur dar (Textfig. CVII *b*); Chromatinpartikelchen, die aus den Kernen herausgetreten sind, sammeln sich an der Oberfläche des Weichkörpers zu einem mit Borax-

[1]) Da aber dieser Ausdruck schon für die Bildung von Schwärmsporen gebraucht worden ist (Winter **07**) scheint mir die Bezeichnung »Amöbosporenbildung mit nachfolgender Kopulation der Amöbosporen«, wennschon umständlicher, so doch eindeutiger.

karmin und Eisenhämatoxylin sehr stark färbbaren Chromidialnetz an. Die Oberfläche des Weichkörpers erscheint in diesem Stadium höckerig, morulaförmig (Textfig. CVII *c*) und sie zerfällt dann sehr bald in einzelne Stücke, die überaus dicht von den vorher an der Oberfläche zusammengetretenen Chromidialsubstanzen durchsetzt sind und nur ausnahmsweise bereits im Muttertier eine kugelige chromidiale Zusammenballung, die als Kernanlage aufgefaßt werden kann, zeigen. Meist tritt erst später, kürzere oder längere Zeit nach Ablösung der Oberflächenstücke (in Amöbenform) von dem Mutterkörper, die Prinzipalkernbildung ein. Der ausgewanderte amöboide Sprößling zeigt dann schließlich einen großen ziemlich kompakten Prinzipalkern, der einen grünlichen Schimmer trägt, und der außerdem zunächst noch eine große Anzahl sehr kleiner Chromidialkörnchen neben sich im Plasma hat (Textfig. CVII *d—e*). Da diese aber später verschwinden, so besitzt die fertiggebildete Amöbospore[1]) einen typischen bläschenförmigen Kern, aber sonst keine chromatischen Bestandteile; außerdem trägt sie eine pulsierende Vakuole. In dieser Form sollen die Amöbosporen miteinander kopulieren (Textfig. CVII *f—h*); der Kopulationsvorgang konnte aber nur aus konserviertem Material erschlossen werden, so daß immerhin fraglich bleiben könnte, ob die betreffenden Zustände nicht etwa auch als Teilungen gedeutet werden dürfen[2]).

Die Abschnürung der 6—8 μ großen Sprößlingsamöben erfolgt selten für alle gleichzeitig, meist geschieht sie schubweise, jeweils nur ein bis drei Stück zur selben Zeit; ihre Gesamtzahl beläuft sich aber, alle Schübe zusammengenommen, auf mindestens 100.

Ein Rest des Muttertieres bleibt nach dem Auswandern der letzten Amöben in der aufquellenden Mutterschale zurück und stirbt ab; wie sich die abgeblaßten Mutterkerne dabei verhalten, ist offenbar nicht zu ermitteln gewesen; denn sie finden keine weitere Erwähnung.

8. **Embryonenbildung**[3]) (= Agamogonie Winter **07**): Eine hervorragende Stellung unter den verschiedenen Arten der Sprößlingsbildung bekundet die sogenannte Embryonenbildung dadurch, daß sie im Wechsel mit der Erzeugung von Schwärmsporen den Generationswechsel der Foraminiferen zu Wege bringt, der, wie schon gezeigt (p. 184), sich in dem Vorkommen von makrosphärischen und mikrosphärischen Individuen selbst an leerem Schalenmaterial leicht auffallenden Ausdruck verschafft.

Der Vorgang der Embryonenbildung spielt sich in den Individuen der mikrosphärischen Generation nach der Kleinteilung der Pluralnuklei [oder ihnen äquivalenter Kernmassen (cf. p. 287)] wenigstens in der Beziehung ganz ähnlich der vorher besprochenen Erzeugung von Amöbosporen bei *Allogromia* ab, daß die Kerne der, aus dem Zerfall des Muttertierplasmas hervorgehenden, Embryonen sich durch Versinterung von einzelnen vorher feinverteilten

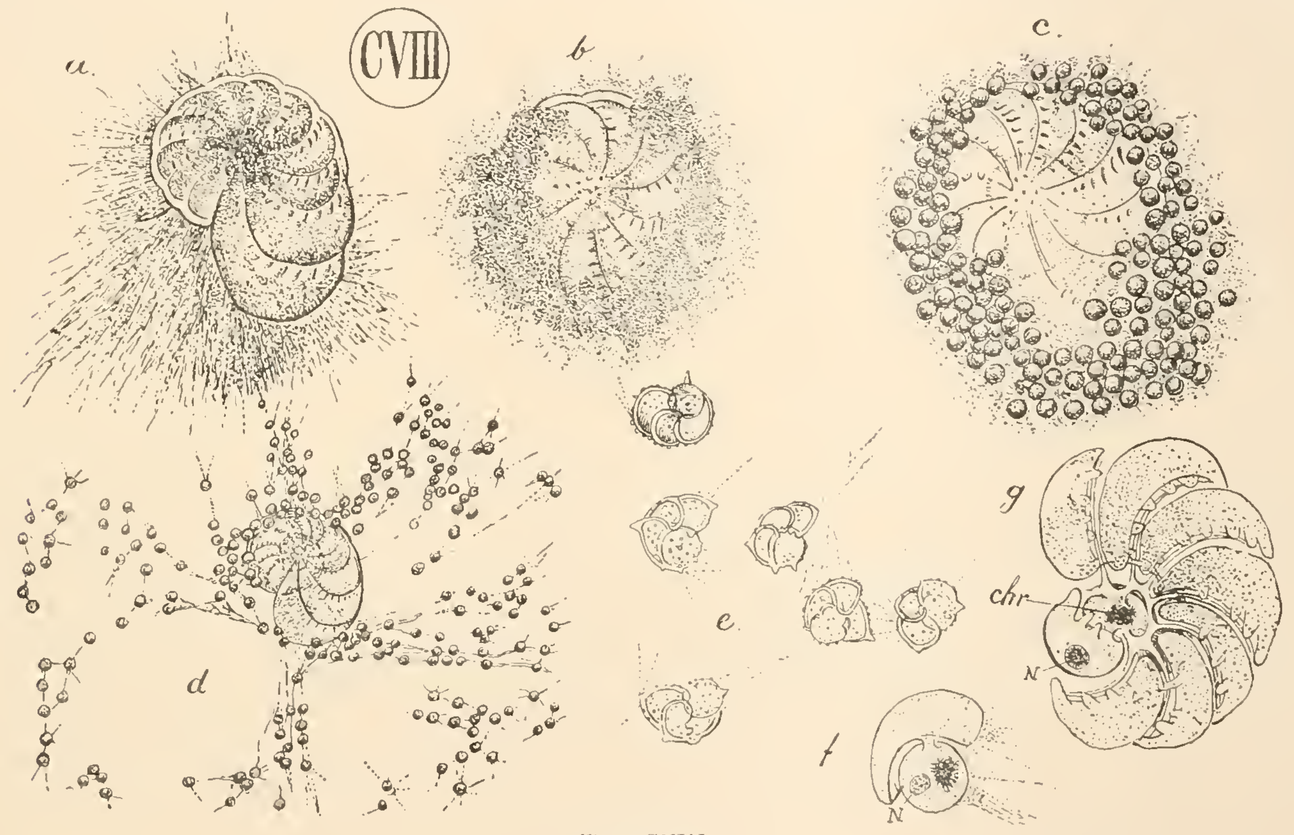
[1]) Swarczewsky bezeichnet die Amöbosporen als »Isogameten« dieser Ausdruck ist aber von Winter (**07** p. 17) schon für die Schwärmsporen des *Peneroplis* gebraucht worden, und bringt außerdem die auffallende Eigentümlichkeit der amöboiden Beweglichkeit nicht zum Ausdruck.

[2]) Da einheitliche Kerne ohne extranukleäre Chromidien vorliegen, so daß die Kerne ihre Fähigkeit, Linin zu bilden, nicht abgegeben haben (cf. p. 278), wäre eine eigenmächtige Teilung dieser Kerne nicht weiter auffallend.

[3]) Die historische Entwicklung unserer Kenntnisse über die Fortpflanzung der Foraminiferen, die mit der Entdeckung von Embryonen bei einer *Miliolina (Triloculina)* durch Gervais (1847) begann, findet sich bei Winter (**07** p. 14—17).

Chromidien, also durch Prinzipalkernbildung, konstituieren. Die fertigen Embryonen unterscheiden sich aber von den Amöbosporen dadurch, daß sie nicht lobos amöboid, sondern retikulos sind und daß sie neben ihrem Prinzipalkern noch extranukleäre Chromidien besitzen [während die Amöbosporen der *Allogromia* alle Chromidien zu einem Totalkern vereinigen, so daß sie schließlich extranukleärer Chromidien entbehren]. Auch ist noch niemals eine Kopulation von Embryonen beobachtet worden, wie sie für die Amöbosporen der *Allogromia* angegeben wurde.

Die in den mikrosphärischen Individuen durch eine Art Zerfallsteilung entstandenen, offenbar stets retikulosen, Embryonen[1]) sind bei ihrer ersten Abgrenzung vom Mutterkörper



Figur CVIII.
Embryonenbildung von *Polystomella crispa* (L.); *a* = die Mikrosphärische im Vorbereitungszustand zur Embryonenbildung; eine außergewöhnlich große Zahl von Pseudopodien wird ausgeschickt. — *b* = das übrige Plasma ist den Pseudopodien gefolgt. — *c* = im ausgetretenen Plasma sind kugelige Zusammenballungen entstanden, die durch ein dichtes Pseudopodiennetzwerk zusammenhängen. — *d* = die aus den Kugeln unter Schalenabscheidung hervorgegangenen Embryonen zerstreuen sich. — *e*—*g* = junge makrosphärische Individuen, die sich durch Abscheidung neuer Kammern aus den Embryonen hervorgebildet haben. — *N* = Prinzipalkern; *chr* = Chromidien. — Nach Lister **03** f. 10, 11 p. 67—69. Vergr.: nicht genannt.

noch schalenlos, bilden aber, noch ehe sie selbständig werden (Textfig. CVIII *c, d*), ihre Schale später aus eigenem Betrieb[2]), und zwar nicht in allen Fällen zu genau gleicher Zeit; auch

[1]) Die Embryonen werden von Lang (**01** p. 204) als Pseudopodiosporen bezeichnet. Winter (**07** p. 20) nennt sie Agameten.

[2]) Sie erhalten also keine morphologischen Bestandteile der Mutterschale mit auf den Weg; dagegen scheinen sie vielfach chemisches Kalkmaterial bei Herstellung ihrer Schalen zu benutzen, das sie vorher von der Mutterschale wegresorbiert haben (cf. p. 159).

verhält sich das Plasma des mikrosphärischen Muttertieres bei der Embronenbildung nicht immer in jeder Beziehung gleich; ohne daß jedoch vorläufig den, in dieser Beziehung vorkommenden, Verschiedenheiten allzugroßes systematisches Gewicht beigelegt werden darf, da gelegentlich derartige Verschiedenheiten bei ein und derselben Spezies angetroffen werden *(Discorbina)*.

Schaudinn (**94** p. 163) hat eine Zusammenstellung der Verschiedenheiten bei der Fortpflanzung gegeben, welche aber noch die Unterscheidung von makro-, mikro-, und plasmodiosphärischen Individuen nicht kennt, und welche darum nur mit dem Vorbehalt weitergegeben werden kann, daß sich möglicherweise unter den genannten Forpflanzungsvorgängen nicht immer nur die Embryonenbildung, sondern auch die Erzeugung plasmodiosphärischer Individuen einbegriffen findet; dabei ist in der folgenden Wiedergabe bereits die von Schaudinn mitgenannte Vermehrung der *Calcituba*, die ja als Plasmodienbildung (cf. p. 315, 316) sicher steht, fortgelassen.

Bei der spiralen monothalamen sandschaligen *Ammodiscus gordialis* speichert der Weichkörper vor der Fortpflanzung Fremdkörper in sich auf (cf. p. 97), dann zerfällt der Weichkörper innerhalb der Schale in zahlreiche (50—80) kugelige Teile, die je einen, seltner zwei oder mehr Kerne enthalten. Die kugeligen Embryonen scheiden innerhalb der Mutter ein Schalenhäutchen ab, dem die aufgespeicherten Fremdkörper ankleben. In diesem Zustand oder nach dem noch eine halbe Windung hinzugebaut wurde, verlassen sämtliche Embryonen das Gehäuse der Mutter durch die sehr weite Mündung desselben. Also hier vollständige Fertigstellung der Sprößlinge innerhalb der Mutterschale oder kurz: intrathalame Sprößlings bzw. Embryonenerzeugung.

Bei der imperforaten, kalkschaligen, polythalamen *Miliolina seminulum*, tritt der Weichkörper unter reichlicher Pseudopodienbildung ganz als unregelmäßiger Klumpen vor die Schalenmündung, teilt sich dann in 20—50 Teilstücke verschiedener Größe, die nach erfolgter Abkugelung Schale absondern und alsdann miliolinenhaft weiterwachsen. Die Embryonen sind meist einkernig, zuweilen auch zwei- bis fünfkernig. Einzelne Teilstücke können noch längere Zeit nackt umherkriechen und sich mehrmals teilen, ehe sie die Schale bilden. Hier verläßt also der Weichkörper als zusammenhängende Masse seine Schale und teilt sich dann erst in seine Embryonen bzw. Sprößlinge auf. Dieselbe extrathalame Embryonenerzeugung findet sich auch bei *Polystomella crispa* L.[1]) (Textfig. CVIII) und *Patellina corrugata*.

Bei der perforaten, kalkschaligen, polythalamen *Discorbina globularis* erfolgt in den weitaus meisten Fällen eine intrathalame Embryonenerzeugung; die Embryonen bauen innerhalb der Mutterschale schon 2—3 Kammern und verlassen dann in meist ein-, selten in zwei- bis vierkernigem Zustand nach Aufbrechen (Resorption Ref., cf. p. 159) der Schalenwand der Mutter ihren Entstehungsort. Eine ganz ähnliche intrathalame Embryonenerzeugung mit nachfolgendem Durchbrechen durch die Mutterschale hindurch findet nach Schaudinn auch bei *Discorbina orbicularis* Terqu., *Planorbulina mediterranensis* d'Orb., *Trun-*

[1]) Im genaueren vgl. Lister (**95** p. 445, 446) Schaudinn (**95** b p. 93).

catulina lobatula W. et J. und *Peneroplis pertusus* Fors.[1]) (cf. p. 159) statt; ohne Zweifel darf auch *Orbitolites* (Taf. XIV Fig. 4—6, 9 und ihre Erklärungen) und *Discorbina seriatopora* nov. (Taf. XXXIX Fig. 21, 20) hierher gerechnet werden.

Diese intrathalame Embryonenbildung kann aber nach Schaudinns Beobachtungen an *Discorbina globularis* auch der extrathalamen weichen; er beobachtete drei Fälle dieser Art (gegen 43 einer intrathalamen Erzeugung) bei besonders dickschaligen Individuen.

Die Embryonenbildung kann den Plasmaleib der mikrosphärischen Mutter allgemein und zugleich oder auch gradatim (Winter **07** p. 22) von den Endkammern aus erfassen. Die Konsolidierung des Prinzipalkernes der Embryonen, aus dem kleingeteilten Chromatinmaterial der mikrosphärischen Mutter, geschieht nicht immer zu gleicher Zeit. Bei *Peneroplis* bildet sich der in der Einzahl[2]) auftretende Prinzipalkern erst nachdem die ausgewanderten Embryonen ihr selbständiges Leben begonnen und drei bis sechs Kammern zur Ausbildung gebracht haben (Winter **07** p. 84); bei *Polystomella crispa* nach Schaudinns (**03** p. 551) letztem Bericht über diese Form bringen die Embryonen den Prinzipalkern zwar meist schon beim Beginn der Schalenabscheidung zur Ausbildung, zuweilen aber auch erst nach dem Anbauen der dritten und vierten Kammer.

γ) Dritte Untergruppe: Das Kernmaterial der Sprößlinge ist ein Kopulationsprodukt von Schwärmsporenkernen (= Amphigonie).

9. Die **Schwärmsporen**[3]), aus deren Kopulationsprodukt (Zygote) die mikrosphärischen Individuen ihren Ausgang nehmen, werden innerhalb der makrosphärischen Individuen dadurch erzeugt, daß nach den, auf p. 282—284 geschilderten Umwandlungen der Chromidien unter gleichzeitigem Schwunde des Makronukleus, eine außerordentlich große Zahl sich (zweimal?) karyokinetisch teilender Kerne gebildet wird (Textfig. LXXXVIII p. 283), von denen dann jeder einzelne als Bildungszentrum für je eine Schwärmspore fungiert.

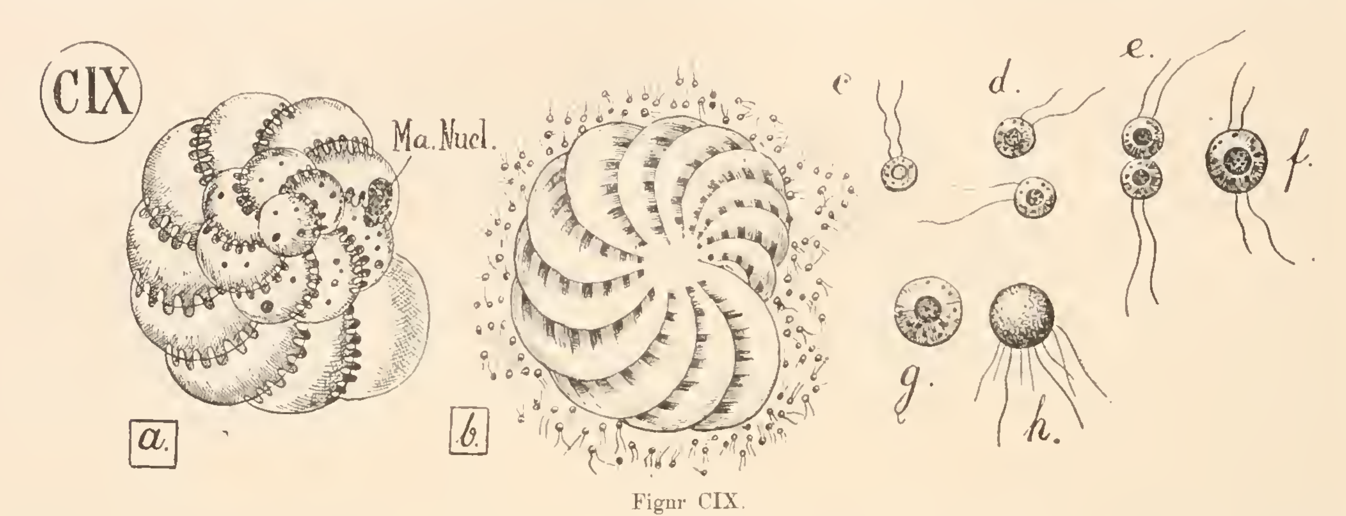
Das Abführen der Schwärmsporen in das umgebende Wasser (Textfig. CIX *b*) scheint zuweilen recht stürmisch verlaufen zu können; nach Winter (**07** p. 18) schleudert das Plasma des makrosphärischen *Peneroplis* zu dieser Zeit peitschenartig hin- und herschlagende Pseudopodien aus, aus denen sich bläschenähnliche Kerne, mit Plasma umgeben, abschütteln, wobei sich zugleich die Geißel unter vibrierender Bewegung aus dem den Kern umgebenden Plasma heraushebt.

[1]) Cf. Winter (**07** p. 20—22. 100, 101) auf dessen eingehende Schilderung betreffs der genaueren Details (einleitende Strömungserscheinungen im Mutterplasma, Defäkationen usw.) ganz besonders verwiesen werden muß.

[2]) Die Angaben Schaudinns über das gelegentliche Vorkommen mehrkerniger Embryonen bei anderen Formen könnten sich möglicherweise auf plasmodiosphärische Schizoiten beziehen, da die analogen Plasmodien der *Calcituba* ja auch zumeist mehrkernig auftreten.

[3]) An Stelle des Ausdrucks Schwärmsporen werden auch die Bezeichnungen Flagellosporen (Lang **01** p. 207) oder Gameten (Hartmann **04**: Winter **07** p. 91 ff.) verwendet; wegen ihrer Größengleichheit sind die Schwärmsporen auch als »Isogameten« bezeichnet worden (cf. Winter **07** p. 17).

Die auf diese Weise gebildeten Schwärmsporen zeigen nur geringe Größenunterschiede; doch werden gelegentlich bei künstlich zerquetschten Individuen, die den vollen Reifezustand noch nicht erreicht haben, auch erhebliche Größendifferenzen durch Verklumpungen der Anteile mehrerer Schwärmer beobachtet, so daß man sich durch solche Vorkommnisse nicht zur Annahme einer Anisosporenbildung verleiten lassen darf (vgl. Lister **95** p. 426 und Winter **07** p. 19).



Figur CIX.

Schwärmsporenbildung von *Polystomella crispa* (L.). *a* = die makrosphärische Mutter mit Prinzipalkern (*Ma. Nucl.*) und Chromidien. — *b* = die Schwärmer treten aus. — *c* = Schwärmer stärker vergrößert. — *d* = zwei Schwärmer treffen zusammen, kopulieren miteinander *(e)*, es folgt Karyogamie *(f)*; die Geißeln verschwinden *(g)* und Pseudopodien werden ausgeschickt *(h)*; hierauf würde die Mikrosphäre abgeschieden. — Fig. *a—c* nach Schaudinn in Langs Lehrbuch (**01** p. 208 f. 210); Fig. *d—h* schematische Ergänzungen nach Doflein (**09** p. 538 f. 479).

Nach Beendigung der Schwärmerabgabe sterben die makrosphärischen Muttertiere, soweit ihr Plasmaleib nicht in der Schwärmerbildung aufgebraucht ist, offenbar immer ab[1]).

Die austretenden fertiggestellten Schwärmsporen von *Peneroplis*[2]) und *Miliolina* besitzen nur eine Geißel (Winter **07** p. 18); diejenigen von *Polystomella* aber zwei (Textfig. CIX *c—e*).

Aus zwei verschiedenen makrosphärischen Individuen herstammende Schwärmsporen kopulieren wechselseitig miteinander [die hierbei sich abspielenden Vorgänge findet man bei Winter **07** p. 19 beschrieben]; die solchermaßen gebildete Copula hat bei *Peneroplis* nach ungefähr einem halben Tage schon einen Durchmesser von 3—4 μ. Das Zwischenstadium von dieser Copula zur Abscheidung der Mikrosphäre, welche als Ausgangspunkt die Embryonalkammer für die anschließende, mikrosphärische Generation abgibt, ist noch unbekannt; da die

[1]) Es kommen zwar auch Peneroplen mit großer Embryonalkammer vor, die als Ganzes größer sind und entsprechend auch mehr Kammern besitzen als diejenigen, die die Schwärmerbildung absolviert haben. Es scheint Winter (**07** p. 19) aber sehr unwahrscheinlich, daß derartige vielkammerige »Peneroplengreise« noch Schwärmer bilden oder auf früheren Stadien solche gebildet haben. Aus Gründen, die früher schon in der Fußnote 2 p. 316 erwähnt wurden, glaube ich, daß derartige Peneroplengreise der plasmodiosphärischen Generation zugehören.

[2]) Nach Winter (**07** p. 17, 92, 93) endet die *Peneroplis*-Geißel stumpf, wie abgeschnitten, ihr Kopf ist nahezu kugelig, etwas birnförmig, ihr Durchmesser mißt ungefähr 1 μ: »in der Mitte, mehr nach vorn zu gelegen, sieht man als stark lichtbrechenden Körper einen großen Kern von kugeliger Form«. Die Länge der relativ dicken Geißel beträgt ca 2 μ; an der Basis, wo sie in die Spitze der Birne übergeht, scheint die Geißel ein wenig verdickt; ein Basalkorn war jedoch nicht nachzuweisen.

Mikrosphären meistens einen Durchmesser von ca. 10 μ aufzuweisen haben, scheint allgemein vor der Schalenabscheidung ein erhebliches Wachstum der Copula, wahrscheinlich unter Aufquellung, stattfinden zu müssen.

Obgleich die Anzahl der (innerhalb einer Makrosphärischen) erzeugten Schwärmsporen eine außerordentlich große ist, so tritt die Anzahl der von den Schwärmsporen erzeugten Mikrosphärischen doch ganz außerordentlich gegenüber derjenigen der Makrosphärischen zurück, sie beträgt nur wenige Prozent der Makrosphärischen.

Das deutet mit Bestimmtheit darauf hin, daß die Schwärmsporen eine Entwicklungsbedingung zu erfüllen haben, die nur äußerst schwierig — jedenfalls schwieriger als die Lebensbedingungen der in viel geringerer Zahl erzeugten, aber trotzdem im erwachsenen Zustand viel zahlreicher auftretenden Makrosphärischen — zu realisieren ist. Vermutlich ist es die Kopulation zweier, aus verschiedenen Individuen stammender Schwärmer, welche als »conditio sine qua non« für die Weiterentwicklung nicht leicht zu erreichen ist [1]). Diese Bedingung wird sich aber um so leichter erfüllen lassen, je zahlreicher die Individuen sind, die gleichzeitig in die Schwärmerreife eintreten [2]), so daß bei sonst gleichen Bedingungen eine Spezies mit größerer Individuenzahl im Kampf ums Dasein einen großen Vorsprung vor der kleineren Individuenzahl einer anderen unterdrückten Konkurrenzspezies gegenüber nicht nur durch ihre Zahlenübermacht, nicht nur also durch das Plus an Nahrungsquellen, das sie mit ihrer Überzahl ausnutzt, sondern auch dadurch erringen kann, daß sich infolge ihrer größeren Bevölkerungsdichte auch ihre Schwärmsporen leichter zusammenfinden können, eine Tatsache, die oben (p. 22) theoretische Verwendung fand.

Zur Terminologie der verschiedenen Stadien des Generationswechsels und über die eventuelle Art der Einschaltung von plasmodiophärischen Generationen.

Seitdem sich herausgestellt hat, daß die Fortpflanzungsvorgänge der Protozoen keineswegs immer nur nach dem alten Zellteilungsschema verlaufen, wie man noch bis Ende der achtziger Jahre des vorigen Jahrhunderts hinein vielfach glaubte, sondern daß sogar ein und dieselbe Form unter bestimmten, wenn auch nicht immer näher erkannten Umständen mehrere Fortpflanzungsweisen zur Verfügung hat, ist eine umfangreiche Terminologie über diese verschiedenen Fortpflanzungsweisen entstanden.

Zur Erleichterung des Zurechtfindens in der einschlägigen Literatur und eines eventuellen Vergleichs der Fortpflanzungsvorgänge innerhalb der verschiedenen Protozoengruppen, bei denen vielfach verschiedene Ausdrücke für homologe Zustände gebraucht worden sind, lasse ich die Tabelle der einander korrespondierenden Ausdrücke folgen, die Doflein im Anschluß an Hartmann (**04**) in seinem Protozoenwerk (Doflein **09** p. 209) gegeben hat. In der letzten Säule der Tabelle sind die in vorliegendem Buche gebrauchten Ausdrücke hinzugesetzt worden.

[1]) So darf man wohl die von Winter (**07** p. 20) hervorgehobene Tatsache, daß die in die Schwärmerbildung eintretenden makrosphärischen Peneroplen an Fremdgegenständen auffallend in die Höhe steigen (während die Embryonen erzeugenden Mikrosphärischen auf dem Boden verweilen), als eine Maßregel ansehen, welche eine möglichst weitausgedehnte Zerstreuung der Schwärmer und hierdurch eine Steigerung der Möglichkeit, eine andere Schwärmspore eines anderen Tieres zu finden, veranlaßt.

[2]) Obgleich Winter (**07** p. 24) die Schwärmerbildung bei *Peneroplis* über das ganze Jahr hin ausgebreitet fand, scheint sie sich doch gegen Ende des Sommers besonders zu häufen (loc. cit. p. 18); auch Schaudinn (**03** p. 552) traf mit dem Eintreten der kalten Jahreszeit die meisten Polystomellen seines Kulturgefäßes in Schwärmerbildung begriffen.

Vergleichende Terminologie der Protozoenentwicklung nach Hartmann und Doflein.

Schaudinn (1899. 1900) Lühe (1900)	Lang 1901	Grassi 1902	Hartmann (1903) (Auffassung I) [Winter 1907]	In diesem Buche gebrauchte Bezeichnung für Foraminiferen.
Schizont	Monont	Monont	Agamont (agames Individuum)	Schizont bzw. Plasmodiosphärisches Individuum.
Schizogonie	Monogonie	Monogonie	Agamogonie	Schizogonie bzw. Plasmodien- und Plasmodiosphärenbildung.
Merozoit	Gymnospore (monogonisch)	Sporozoit (monogonisch)		Schizoit bzw. Amöbospore.
	Gametogene Monontengeneration		Geschlechtliche Individuen = Gamonten	Makrosphärisches Individuum (kürzer: Makrosphärische Winter).
			Gamogonie (= progame Teilungen der Gamonten, Doflein)	Schwärmerbildung oder Schwärmsporenbildung.
	Flagellosporen		Gamet [Winter]	Schwärmspore.
Makrogamet	Makrogamet (Oogonium)	Makrospore	Makrogamet	Bei Foraminiferen bis jetzt nicht nachgewiesen.
Mikrogametocyt	Antheridium	Antheridium	Mikrogametocyt	
Mikrogamet	Mikrogamet	Mikrospore	Mikrogamet	
			Isogameten Winter	
Kopula Sporont (Oocyste)	Cystozygote Amphiont	Amphiont	Zygote, später Agamont [Winter] = Mikrosphärische [Winter]	Mikrosphäre, später: Mikrosphärisches Individuum.
Sporogonie	Amphigonie	Amphigonie	Metagame Teilungen Agamogonie [Winter]	Embryonenbildung.
Sporozoit	Gymnospore (amphigonisch)	Sporozoit (amphigonisch)	Sporozoit Agamet. [Winter]	Embryo, der wieder zum Schizonten werden kann oder eine Makrosphärische erzeugt.
Schizont	Monont	Monont	Agamont	Schizont bzw. Plasmodiosphärisches Individuum.

NB. Die unterste Reihe schließt mit der obersten identisch zusammen.

So wenig verkannt werden kann, daß die in der Tabelle zusammengestellten Ausdrücke im ganzen recht bezeichnend sind, indem sie das Wesentliche der Stadien in ihrem Wortsinn gut zum Ausdruck bringen, so habe ich doch von einem Gebrauch der meisten von ihnen Abstand genommen und nur die in letzter Rubrik stehenden Ausdrücke gebraucht, einmal, weil ich Doflein (l. c. p. 210) zustimme, daß bei einer generellen Darstellung der Entwicklungsgänge mit Hilfe der vielen Ausdrücke »vor lauter Stadien das Tier selbst verschwindet«, und dann aber aus rein didaktischen Gründen. Es kommen in dieser Tabelle soviel ähnlich klingende Bezeichnungen vor, daß es jedem Nichtspezialisten recht schwer fallen dürfte, die einzelnen

Bezeichnungen dem Wortklang nach ohne weiteres auseinanderzuhalten. Das wird wohl am besten belegt, wenn man den Generationswechsel der Foraminiferen zunächst in der seither üblichen Terminologie so kurz als möglich darstellt, und ihn dann mit der gleichen Darstellung in der hier gebrauchten Terminologie vergleicht.

In der komplizierteren Bezeichnungsweise würde der Generationswechsel folgendermaßen ausgedrückt werden können:

Der Agamet wächst zum Gamonten heran, der Gamont erzeugt die Gameten, aus deren Kopulation der Agamont entsteht. Der Agamont entwickelt dann wieder durch Agamogonie die Agameten, die zu Gamonten heranwachsen.

In der hier benutzten Terminologie würde dagegen bei sonst übereinstimmendem Wortlaut derselbe Satz folgendermaßen und wie mir scheint. leichter faßbar, zu lauten haben:

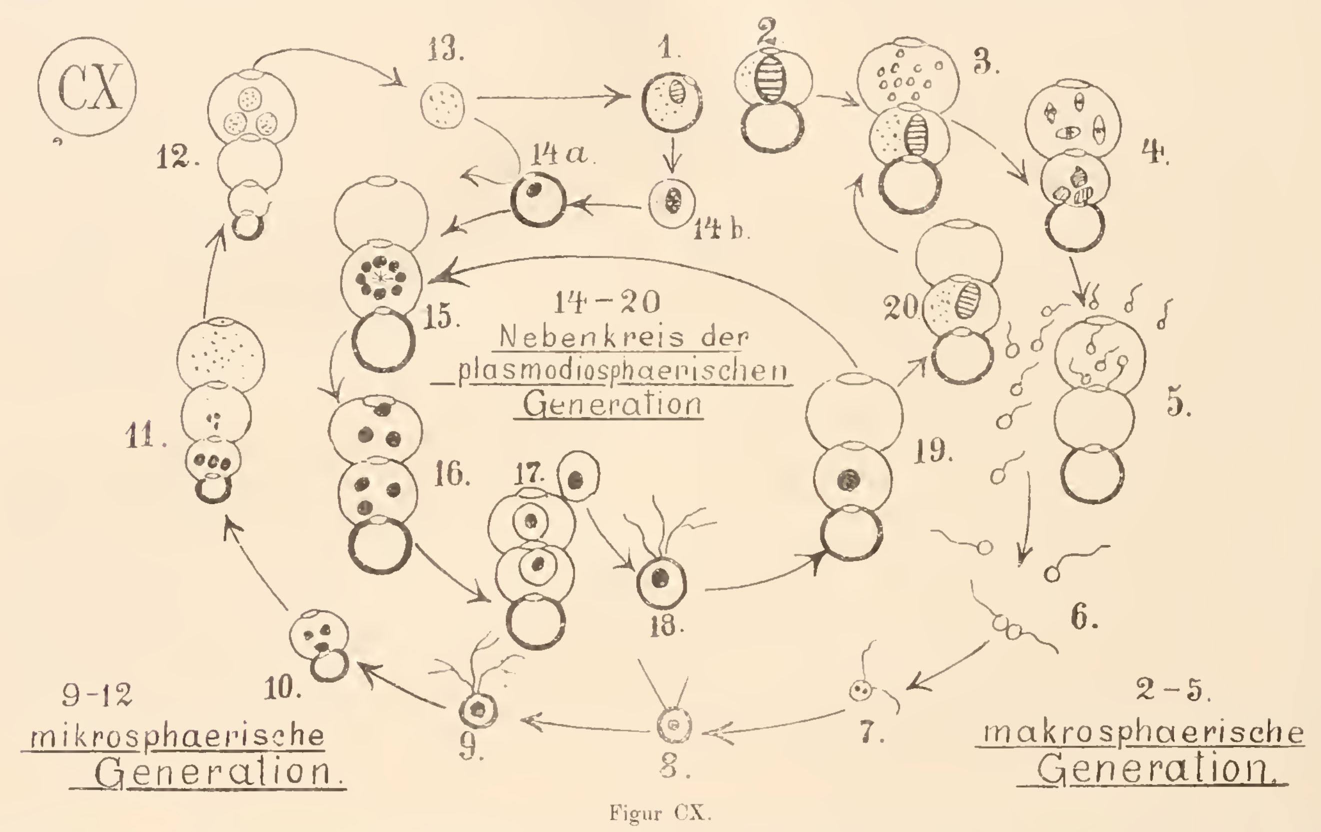
Der Embryo wächst zum makrosphärischen Individuum heran; das makrosphärische Individuum erzeugt die Schwärmsporen, aus deren Kopulation ein mikrosphärisches Individuum entsteht. Das mikrosphärische Individuum entwickelt dann wieder durch Zerfallsteilung die Embryonen, die zu makrosphärischen Individuen heranwachsen.

Die genannten Sätze geben den Generationswechsel in seiner einfachsten Form wieder. Wie schon mehrfach hervorgehoben, kann sich aber der Generationswechsel dadurch komplizieren, daß sich zwischen die mikrosphärische und makrosphärische noch eine oder mehrere Generationen mit größeren Embryonalkammern einschieben, Generationen, die ich plasmodiosphärische genannt habe[1]). In welcher Weise sich diese Generationen mit ihren Nukleiten einschieben mögen, läßt sich noch nicht sicher übersehen, vielleicht aber dürfen folgende Möglichkeiten in Betracht gezogen werden, für die gewisse Anhaltspunkte in gelegentlichen Befunden (namentlich bei *Allogromia*) angeführt werden können.

Zunächst scheint klar, daß bei der beträchtlichen Größe, welche die Plasmodiophären erreichen können. die plasmodiophärische Generation niemals ihren Ursprung aus Schwärmsporen nimmt, es müssen vielmehr ohne Zweifel embryonenähnliche Ausgangszustände für die Plasmodiosphärischen angenommen werden. Die Plasmodiosphärischen sind sozusagen nur eine Modifikation der Makrosphärischen, eine Modifikation, die sich durch den Besitz von Totalkernen, im speziellen von Nukleiten, von den, mit Prinzipalkern und Chromidien ausgestatteten, Makrosphärischen unterscheidet. Die Herkunft der Plasmodiosphärischen von Embryonen, die von Mikrosphärischen erzeugt worden sind, ließe sich dadurch begreifen, daß alle Chromidien des ursprünglichen Embryos zu einem einzigen Totalkern zusammenschmelzen (Textfig. CX 14*a*, vergleichbar mit Textfig. CIII *a* auf p. 315), der dann später zur Fortsetzung der plasmodiophärischen Generationen in Multipelteilung eintritt (Textfig. CX 15, vergleichbar mit Textfig. CIII *b* auf p. 315). Diese Verschmelzung der Chromidien des Embryos zu einem Nukleiten, könnte entweder in einem Akt zusammengezogen gedacht werden (Textfig. CX 14 *a*) oder aber sich langsamer vollziehen, so daß erst ein makrosphärisches Verhältnis mit Prinzipalkern und Chromidien vorgetäuscht würde (Textfig. CX 14*b*, vergleichbar mit Textfig. CVII *e* auf p. 319), das dann aber durch

[1]) Auch für die übrigen Arten der Schizogonie gilt jedenfalls die gleiche Einschiebungsmöglichkeit.

nachträgliche Verschmelzung der Chromidien mit dem scheinbaren Prinzipalkern zu einer echten Nukleitenbildung (also von Textfig. CX 14 *b* nach 14 *a* hin) führen müßte. Soll nun aber der Nebenkreislauf der Plasmodiosphärischen, der durch Multipelteilungen der Nukleiten vermittelt wird (Textfig. CX 15—19), wieder verlassen werden, so scheint dies in zweierlei Weise ausführbar. Entweder treten einzelne der Nukleiten eines plasmodiosphärischen Individuums nach-



Figur CX.

Fingiertes Schema der wahrscheinlichen Einschaltungsweise für die plasmodiosphärische Generation zwischen die mikro- und makrosphärischen Generationen. 1 = aus dem Embryo (13) entstandene Makrosphäre mit Prinzipalkern und Chromidien; 2 = Kammerbildung; 3 = Bläschenstadium der Chromidien (in der Endkammer); 4 = Karyokinese der Bläschenkerne (in der Endkammer), Zerfall des Prinzipalkernes; 5 = die Schwärmsporen treten aus; 6 = zwei Schwärmsporen kopulieren; 7 = Zygote (Kopulationsprodukt der Schwärmsporen); 8 = Karyogamie; 9 = Mikrosphäre; 10 = Pluralnuklei der Mikrosphärischen. 11 = die Pluralnuklei zerfallen in kleine Chromatinkörnchen; 12 = Embryonenbildung um die Chromatinkörnchen herum; 13 = Embryo, der entweder wieder nach 1 überführt oder der aber wahrscheinlich auch der Ausgangspunkt für eine plasmodiosphärische Generation werden kann. Diese Umwandlung scheint auf zweierlei Weise denkbar, entweder ballen sich die Chromatinkörnchen gleich von vornherein zu einem einzigen Totalkern (Nukleiten) zusammen (14 *a*) oder aber es findet erst eine scheinbare Prinzipalkernbildung statt, der sich erst später die anfänglich noch außenständigen Chromidien zugesellen (14 *b*); 15 = Multipelteilung des Totalkerns; 16 = aus der Multipelteilung entstandene Nukleiten; 17 = Plasmodien bilden sich um die Nukleiten und wandern aus: 18 = Plasmodiosphäre; 19 = plasmodiosphärisches Individuum, welches sich entweder wieder durch Multipelkernteilung nach 15 hin entwickelt oder aber wahrscheinlich auch durch frühere oder spätere Abgabe von Chromidien, bei 20, in den Kreislauf der Makrosphärischen (bei 3) eintreten kann. — Die Nukleiten der Plasmodiosphärischen und die Pluralnuklei der Mikrosphärischen sind als Totalnuklei schwarz gefüllt, der Prinzipalkern oder Makronukleus ist als Partialnukleus im Inneren nur schwarz schraffiert, die Chromidien schließlich sind in Form kleinster Punkte wiedergegeben worden.

träglich zu einem Prinzipalkern zusammen (Textfig. LXXXXI *D* p. 292), während die übrigen sich zu Chromidien kleinteilen und später Schwärmer erzeugen, so daß sich eine mikrosphärische Generation auf diese Weise an die plasmodiophärische anschieben kann; oder aber der Anschluß an die mikrosphärische Generation wird in einfacher Weise dadurch erreicht, daß die Nukleiten ihre Multipelteilung aufgeben, Chromidien abgeben (Textfig. CX 19, 20, vergleichbar Text-

fig. LXXXVII auf p. 281) und hierdurch den Makrosphärischen entsprechende Kernverhältnisse herbeiführen, die nun ganz, wie bei gewöhnlichen Makrosphärischen, die Erzeugungsfähigkeit von Schwärmsporen, also auch von Mikrosphärischen, mit sich bringen.

Zusammenfassendes über die verschiedenen Vermehrungsweisen der Foraminiferen.

Im Anschluß an die früheren Auseinandersetzungen (p. 293—296) über die Kernarbeit bei der Formgestaltung lassen sich die über die Vermehrungsweisen der Foraminiferen vorliegenden Erfahrungen folgendermaßen zusammenfassen.

Größere und kleinere Plasmabestandteile, die sich von dem Plasmaleib der Mutter losgelöst haben, vermögen fast immer sich zu neuen Individuen zu entwickeln, sofern sie nur Kernsubstanzen aus der Mutter mitgebracht haben. Dabei spielt es keine Rolle, ob sie nach geeigneten Zertrennungsvorgängen außerdem noch Schalenbestandteile des Muttertieres mitbekommen haben, wie bei der Schalenteilung (p. 312) der Schalenzertrennung (p. 313) oder ob sie ohne Schalenmitgift von seiten des Muttertieres wie bei allen anderen Vermehrungsweisen sich die Schale früher oder später aus eignem Betrieb erst aufbauen müssen; weiterhin spielt es ebensowenig eine für den Erfolg maßgebende Rolle, ob die zur Weiterentwicklung der losgelösten Plasmateile obligatorische Kernsubstanz in der Form kleingeteilter Totalkerne (Nukleiten ohne Chromidien) überliefert wird, wie bei der Schizogonie der *Allogromia* (p. 315), sowie bei der Plasmodienbildung der *Calcituba* (p. 315), der weiter verbreiteten Plasmodiosphärenbildung (p. 316) und der Cytogamie (p. 317); oder ob diese obligatorische Kernsubstanz sich aus vorher zerstreut verteilten Chromidien zu einem Kompaktum (durch Prinzipalkernbildung) kondensiert hat, wie bei der Amöbosporenbildung der *Allogromia* (p. 319) oder auch ob schließlich nur ein Teil der Chromidien zur Prinzipalkernbildung zusammengetreten und der übrige Teil als extranukleäres Chromidium erhalten geblieben ist wie bei den Embryonen der mikrosphärischen Generation. Auch erscheint es ohne weitere Bedeutung, ob die ausgetretenen kernhaltigen Plasmateile sich vor der Herrichtung der Schalen noch einmal oder mehrmals teilen oder nicht (cf. Plasmodienbildung p. 316), und ebensowenig erscheint von einschneidender Wichtigkeit, ob vor dem Zerfall der Muttertiere in Sprößlinge eine Verschmelzung der Plasmaleiber zwei oder mehrerer Muttertiere eingetreten ist oder nicht (vgl. Cytogamie p. 317), oder ob sich vor der Schalenabscheidung zu einer Verschmelzung der Sprößlinge noch eine Verschmelzung der obligatorischen Kernmassen selbst (Karyogamie) hinzugesellt wie bei der Amöbosporenbildung von *Allogromia* (p. 319), oder nicht wie bei den meisten übrigen Formen.

Bei all diesen Vermehrungsweisen bleibt als einziges Erfordernis offenbar nur: »Plasma mit Kernmasse«; während es nicht von prinzipieller Bedeutung ist, wie die einzelnen Formen noch mit dem geforderten Plasma und Kern im besonderen verfahren. »Plasma mit Kernmasse« ist zugleich auch die Forderung, auf die in guter Harmonie mit diesen Erfahrungen bereits Verworn (cf. p. 191) bei seinen Regenerationsversuchen an *Polystomella* getroffen ist.

Die Formgestaltung der Schale wird von den Besonderheiten solcher Vorgänge nicht in wesentlichen Dingen alteriert, da das Plasma durch die verschiedenen Sonderschicksale den

mechanischen Faktoren nicht entzogen wird, die beim Schalenbau die Form modellieren; das Plasma bleibt flüssig und ordnet seine Anomogenitäten immer denselben Gesetzen gehorchend in ähnlicher Weise, daher auch immer ähnliche Formen gestaltend, wie auch die, in die Gestaltungsmechanik nicht aktiv eingreifende Kernmasse (cf. p. 294) in ihm untergebracht sein mag.

Wenn im Vorstehenden auch die cytogamische Plastogamie und die Karyogamie der Allogromia-Embryonen als relativ gleichgültig für die Schalenausgestaltung aufgezählt wurden, so soll hiermit durchaus nicht behauptet werden, daß derartige Verschmelzungsvorgänge nun darum, weil sie keine Modifikation der Schalenform veranlassen, auch für alle übrigen Lebensfunktionen der Schalenträger bedeutungslos sein müßten.

Derartige Verschmelzungen, die bei flüssigen membranlosen Plasmakörpern offenbar ohne große Voraussetzungen relativ leicht [1]) zu bewerkstelligen sind und die tatsächlich nicht nur bei den Foraminiferen selbst, sondern auch bei den beschalten Süßwasserrhizopoden auf ganz verschiedenen Stadien ihrer Entwicklung eintreten können, wie vor allem Schaudinn (**03** p. 556, 557) für *Centropyxis* nachgewiesen hat, verdienen schon darum eine gewisse Beachtung, weil sich m. E. auf dem Boden derartiger, anfänglich vielleicht mehr oder weniger zufälliger, Verschmelzungen der in seinem Ablauf so sehr komplizierte Reifungs- und Befruchtungsakt entwickelt haben muß, der im Bereich der Protozoen seinen Ausgang nimmt und sich durch alle Stämme des Organismenreiches erhalten hat. Auf Wegen, denen hier nicht weiter nachgegangen werden kann, mag sich allmählich aus mehr zufälligen Plastogamieen eine obligatorische Plastogamie entwickelt haben. Die obligatorische Plastogamie aber ist eine notwendige Vorbedingung für die Karyogamie, welche das hervorstechendste Kriterium des Befruchtungsaktes darstellt. Kerne ohne Plasmaleiber kommen nirgends vor, und wo Kerne miteinander verschmelzen sollen, wie beim Befruchtungsakt, da müssen vorher die Zelleiber verschmolzen sein. Die Karyogamie des Befruchtungsvorganges mit seinen Einleitungs- und Folgezuständen ist derart kompliziert, daß absolut ausgeschlossen erscheint, es handele sich hier um eine primäre Kombination von Lebensgeschehnissen, d. h. eine Kombination, die der organismischen Substanz schon vom ersten phylogenetischen Anfang an inhärent gewesen sei. Der Befruchtungsvorgang muß vielmehr einfachere Vorstufen in den niederen Protozoengruppen gehabt haben, und als solche verdienen eben die auf mannigfachen Stadien eintretenden Plastogamieen, auch bei den Foraminiferen, ein gewisses theoretisches Interesse [2]).

Es läßt sich leicht einsehen, daß unter den verschiedenen möglichen Verschmelzungsvorgängen bei den Foraminiferen schon einer eine maßgebende Bedeutung für den Befruchtungsakt angenommen hat, nämlich die Plastogamie mit nachfolgender Karyogamie, wie sie die Schwärmsporen ausführen, ehe sie die Mikrosphäre zur Abscheidung bringen. Hier ist die Verschmelzung bereits zu einer Lebensnotwendigkeit geworden, sie hat den fakultativen Charakter andrer Verschmelzungsarten verloren und einen obligatorischen angenommen, denn im Unterschied zu allen übrigen genannten Vermehrungsweisen, vermag das kleine Plasmaklümpchen einer Schwärmspore, obgleich es Träger eines Kernes ist, offenbar für sich allein in keinem Falle ein neues Individuum hervorzubilden; es muß vielmehr stets, soweit wir wissen, vorher mit der Schwärmspore eines anderen Individuums verschmelzen, ehe es in der Lage ist mit seinem Kopulanten gemeinsam die Mikrosphäre eines neuen Individuums herzurichten.

[1]) Keineswegs aber ganz voraussetzungslos wie Jensen (**95**) gezeigt hat: »relativ leicht« soll heißen, unter sonst gleichen Umständen leichter als bei membranhaltigen Zellen (vgl. auch p. 195 und Rhumbler **02**).

[2]) Eine nähere Ausführung, wie sich der Befruchtungsakt auf Grund einfacherer Vorgänge phylogenetisch ableiten läßt, habe ich andrenorts (Rhumbler **98** a p. 125) zu geben versucht; vgl. hierzu vor allem auch Weismann **02** v. 2 p. 246.

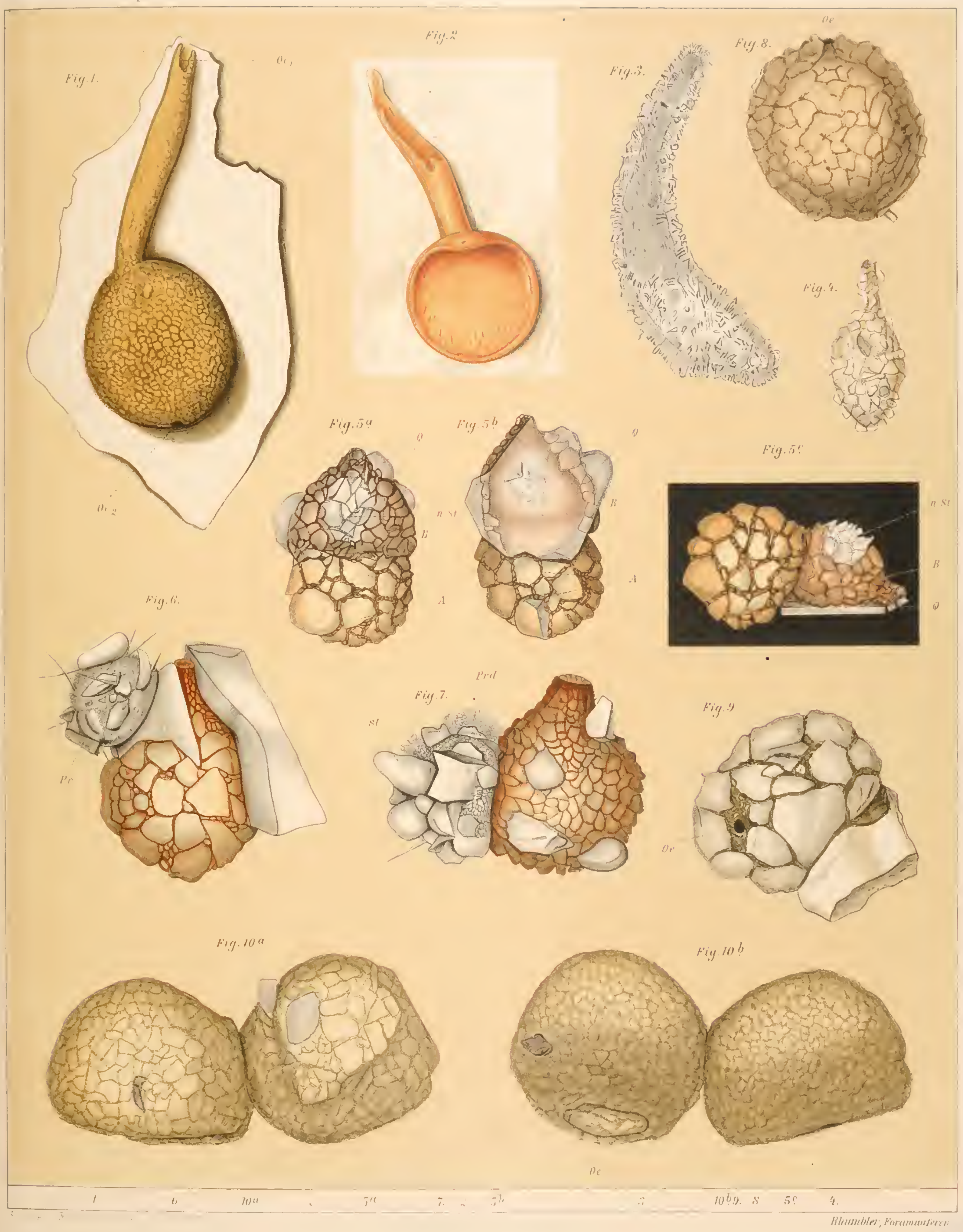
Vielleicht möchte sich hier einmal einer der Gründe aufdecken lassen, weshalb die Karyogamie als ein so weit verbreiteter Vorgang eingeführt worden ist. Selbst sehr kleine Plasmateilchen, die Kernmaterial besitzen, haben sich bei den Foraminiferen als totipotent erwiesen; die Schwärmspore aber ist es nicht, sie erscheint als Todeskandidatin, die sich nur dadurch vom sicheren Untergang retten kann, daß sie mit einer andern ihresgleichen verschmilzt. Warum dieses auffallende Unvermögen der Schwärmspore angesichts der sonst weit durchgeführten Totipotenz? Sollte hier vielleicht der einen Schwärmspore eine zum Leben notwendige Substanzkategorie fehlen, welche ihr erst wieder von der anderen zugetragen werden muß, wenn Weiterentwicklung gewährt bleiben soll? Sind also vielleicht die Schwärmsporen, obgleich sie sich ähnlich sehen, doch verschiedenwertig, mit sich gegenseitig ergänzenden Stoffen beladen, vielleicht erstem Anschein entgegen doch schon männlich und weiblich differenziert? Daß die Kernplasmarelation, wie man vielleicht nach unseren derzeitigen Anschauungen erwarten könnte, durch die Kopulation auf eine Anfangsnorm zurückreguliert wird, erscheint vorläufig nicht recht einzuleuchten, da beide Kopulanten bis jetzt keine Größenverschiedenheiten in Kern und Plasmakörper haben erkennen lassen[1]).

Bemerkenswert bleibt schließlich, daß das Verschmelzungsprodukt der, für sich einzeln nicht lebensfähigen, Schwärmsporen in vielen Fällen sogar bei dem nachfolgenden Schalenbau eine phylogenetisch progressive Tendenz entfaltet (cf. p. 186, 296); es sieht fast so aus, als ob durch die Kopulation nicht nur die früheren Entwicklungsmöglichkeiten wieder hergestellt, sondern daneben auch neue, phylogenetisch weiterstrebende (in der Festigkeitsskala höherstehende) Formungsfähigkeiten eingeleitet und fortgeführt werden sollten.

---

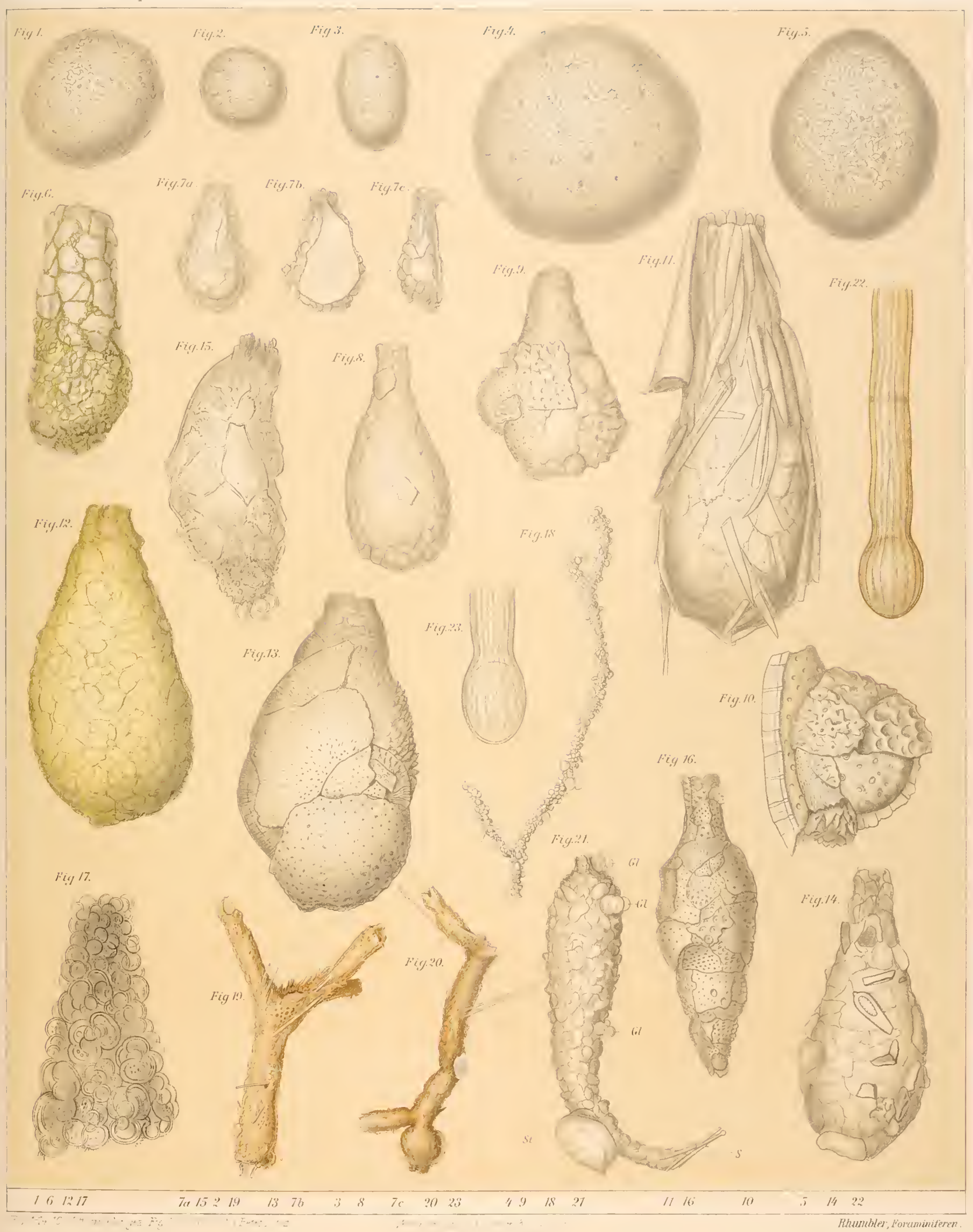
[1]) Ist aber in beiden Kopulanten das Volumenverhältnis von Kern und Plasma gleich, so kann dieses Verhältnis auch nicht durch ihre Verschmelzung geändert werden.





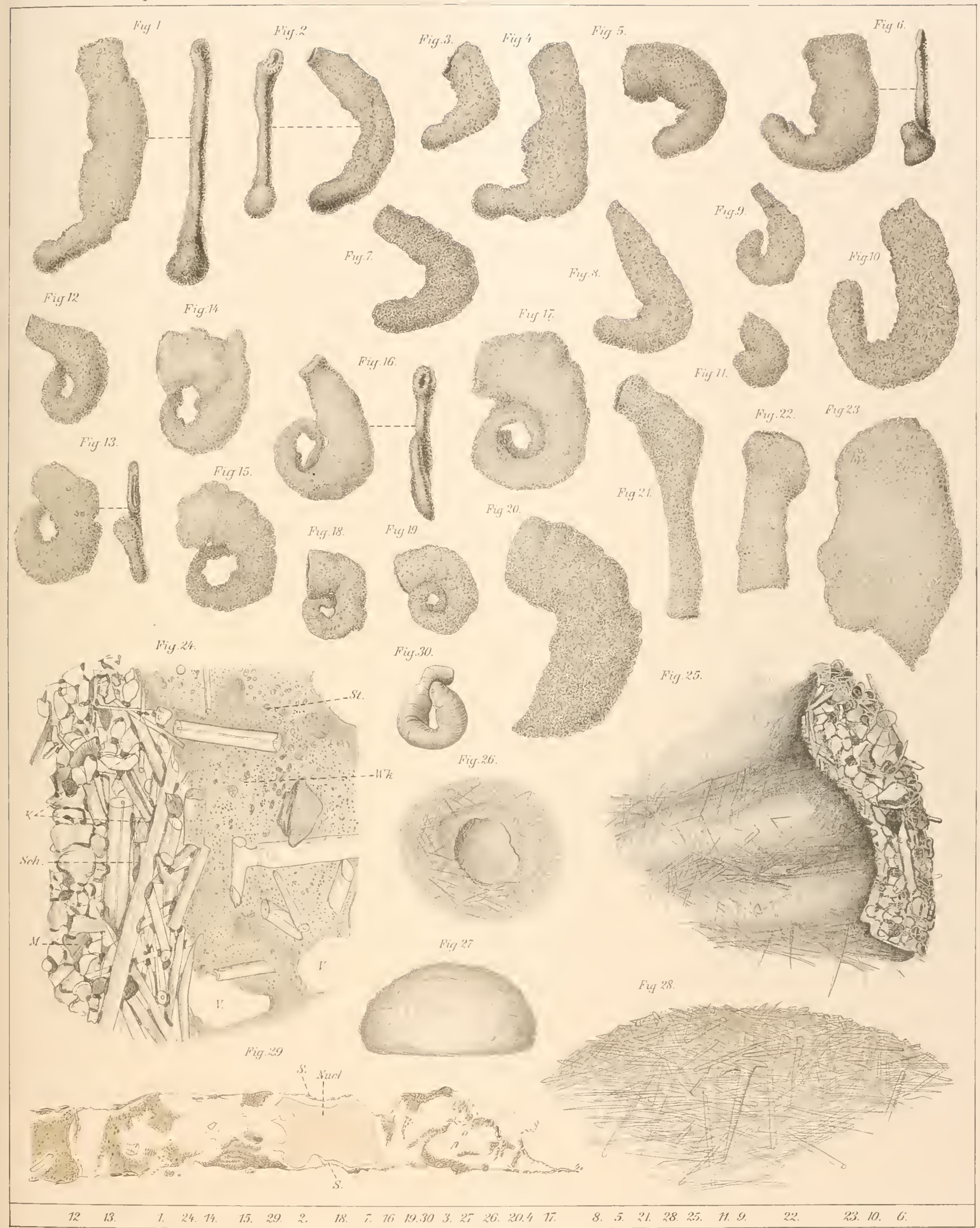
Rhumbler, Foraminiferen



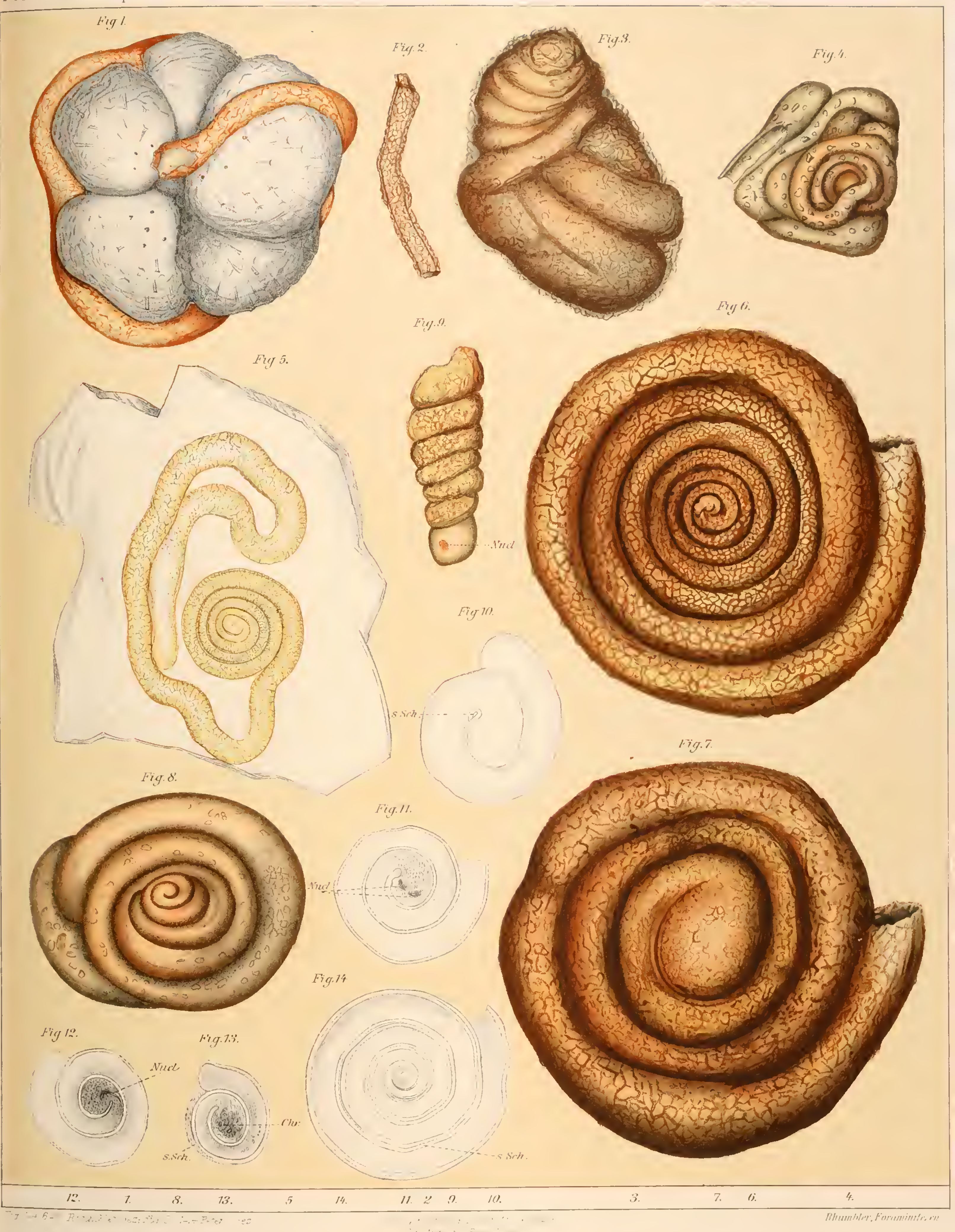


Rhumbler, Foraminiferen.



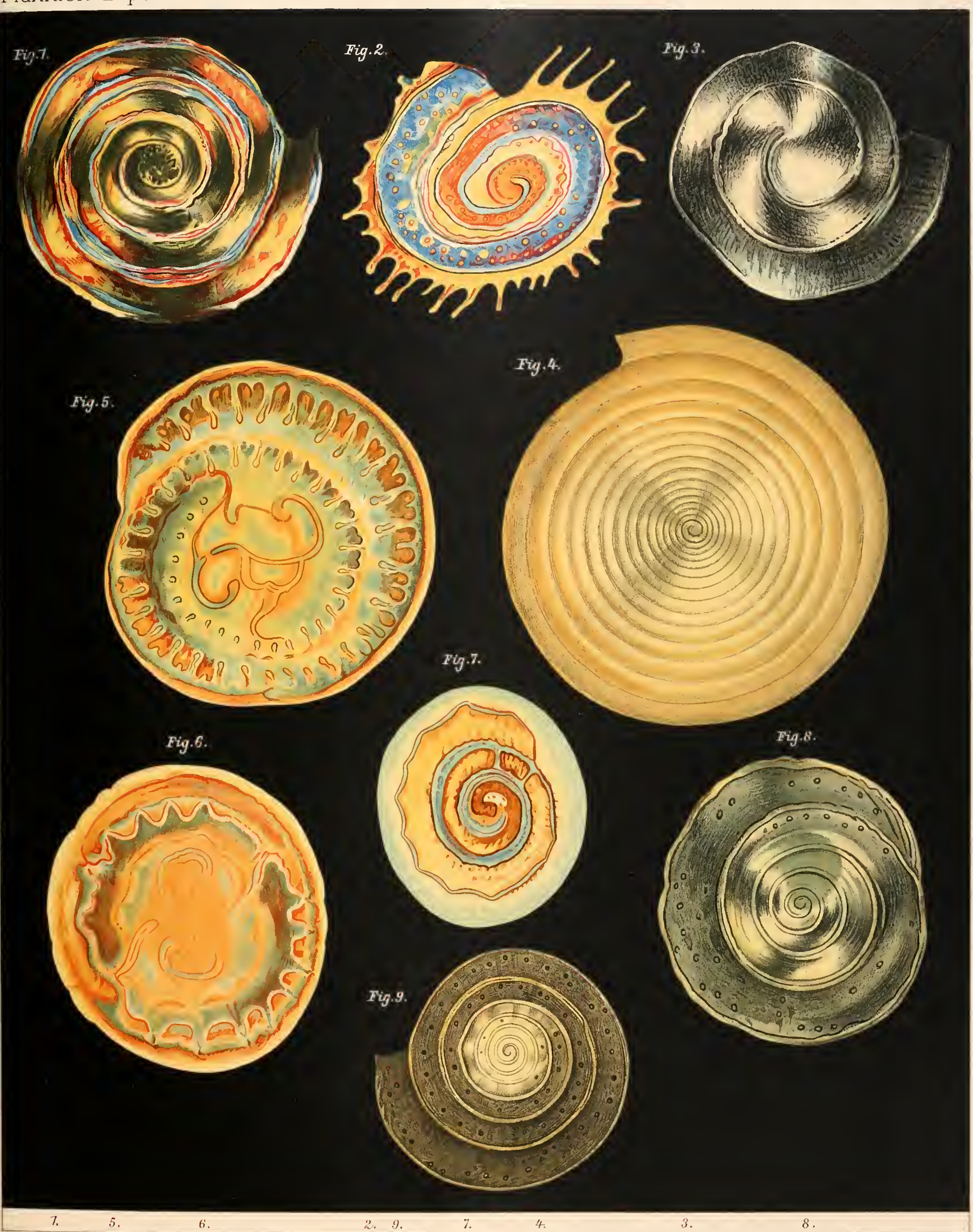

Fig 1
Fig. 2
Fig. 3.
Fig 4
Fig 5.
Fig 6.
Fig. 7.
Fig. 8.
Fig. 9.
Fig. 10
Fig 11.
Fig 12
Fig. 13.
Fig. 14
Fig 15.
Fig. 16.
Fig 17.
Fig. 18.
Fig 19
Fig 20.
Fig 21.
Fig. 22.
Fig 23
Fig. 24.
Fig. 25.
Fig. 26.
Fig 27
Fig 28.
Fig 29
Fig. 30.
St.
Wk
K
Sch.
M
V
V.
S.
Nucl
S.
12 13. 1. 24. 14. 15. 29. 2. 18. 7. 16 19.30 3. 27 26. 20.4 17. 8. 5. 21. 28. 25. 11. 9. 22. 23. 10. 6.





Rhumbler, Foraminiferen



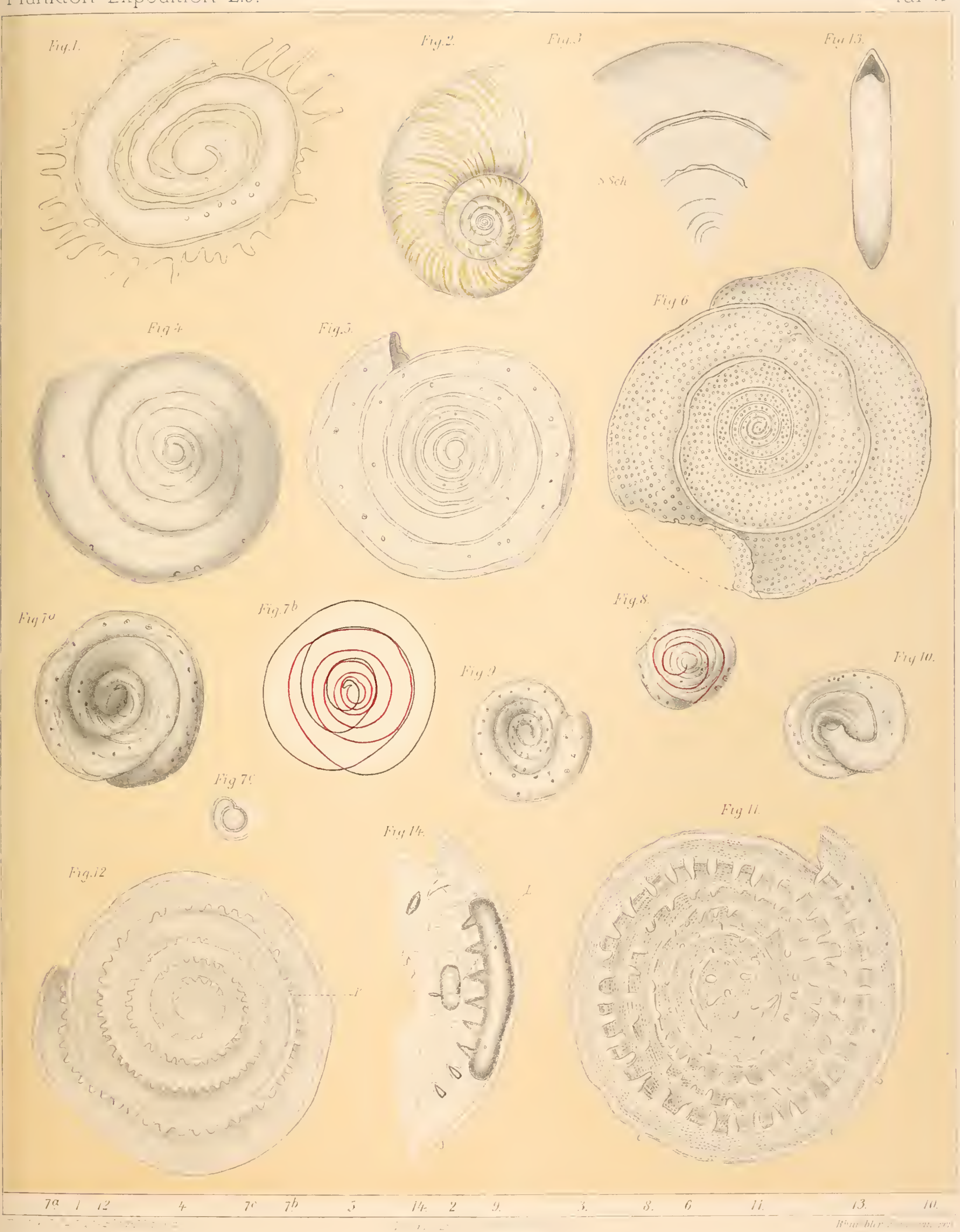


Peters gez.

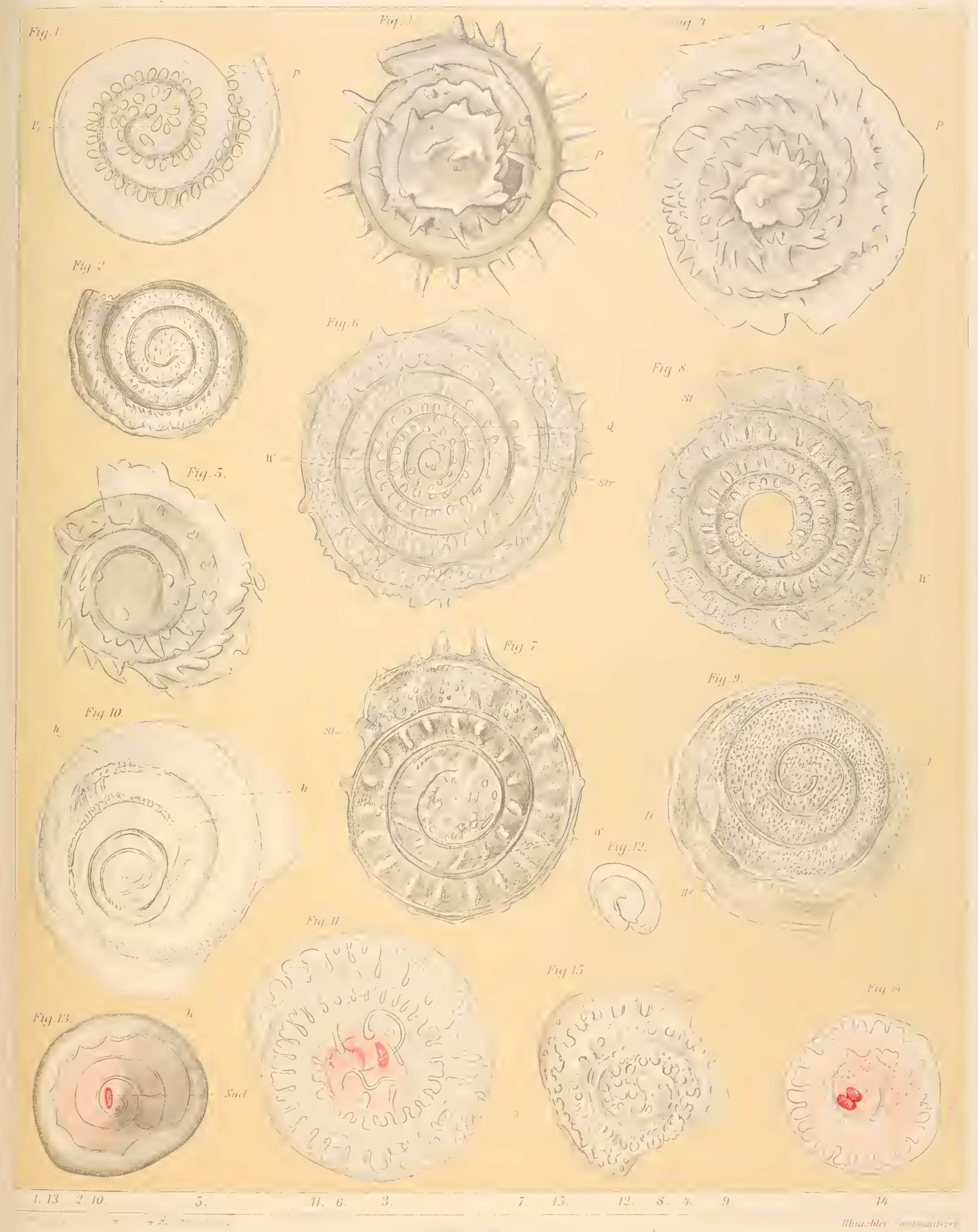
Verlag von Lipsius & Tischer, Kiel & Leipzig.
Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig.

Rhumbler, Foraminiferen

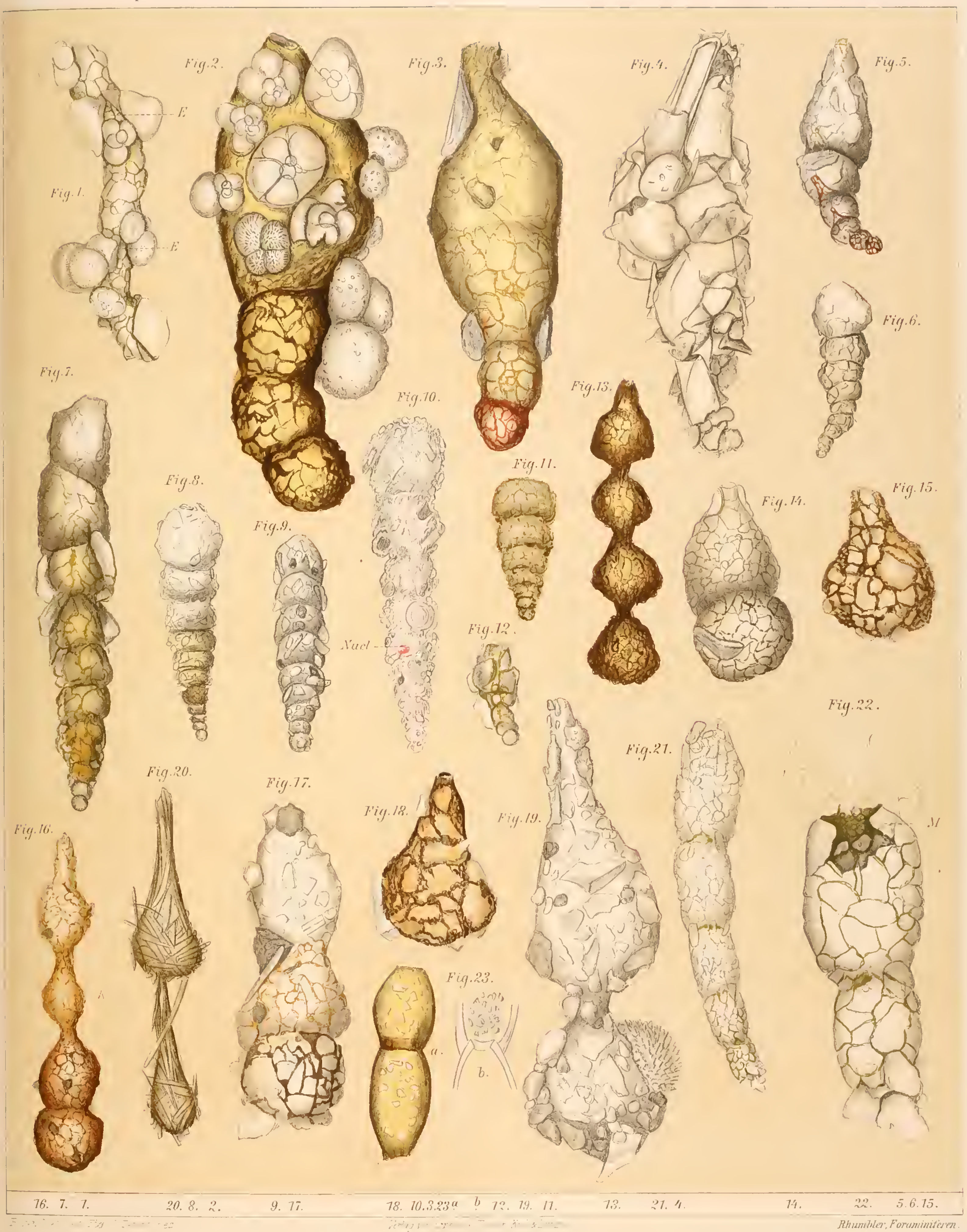



Fig.1.
Fig.2.
Fig.3
Fig.13.
Fig.4
Fig.5.
Fig.6
Fig.7a
Fig.7b
Fig.8.
Fig.9
Fig.10.
Fig.7c
Fig.11.
Fig.14.
Fig.12
7a 1 12 4 7c 7b 5 14 2 9 3 8 6 11 13 10




Fig. 1.
Fig 2
Fig. 5.
Fig 10.
Fig. 13.
Fig. 6
Fig 7.
Fig 11
Fig 15
Fig 8.
Fig. 9.
Fig. 12.
Nucl
1. 13 2. 10. 5. 11. 6. 3. 7. 15. 12. 8. 4. 9 14.



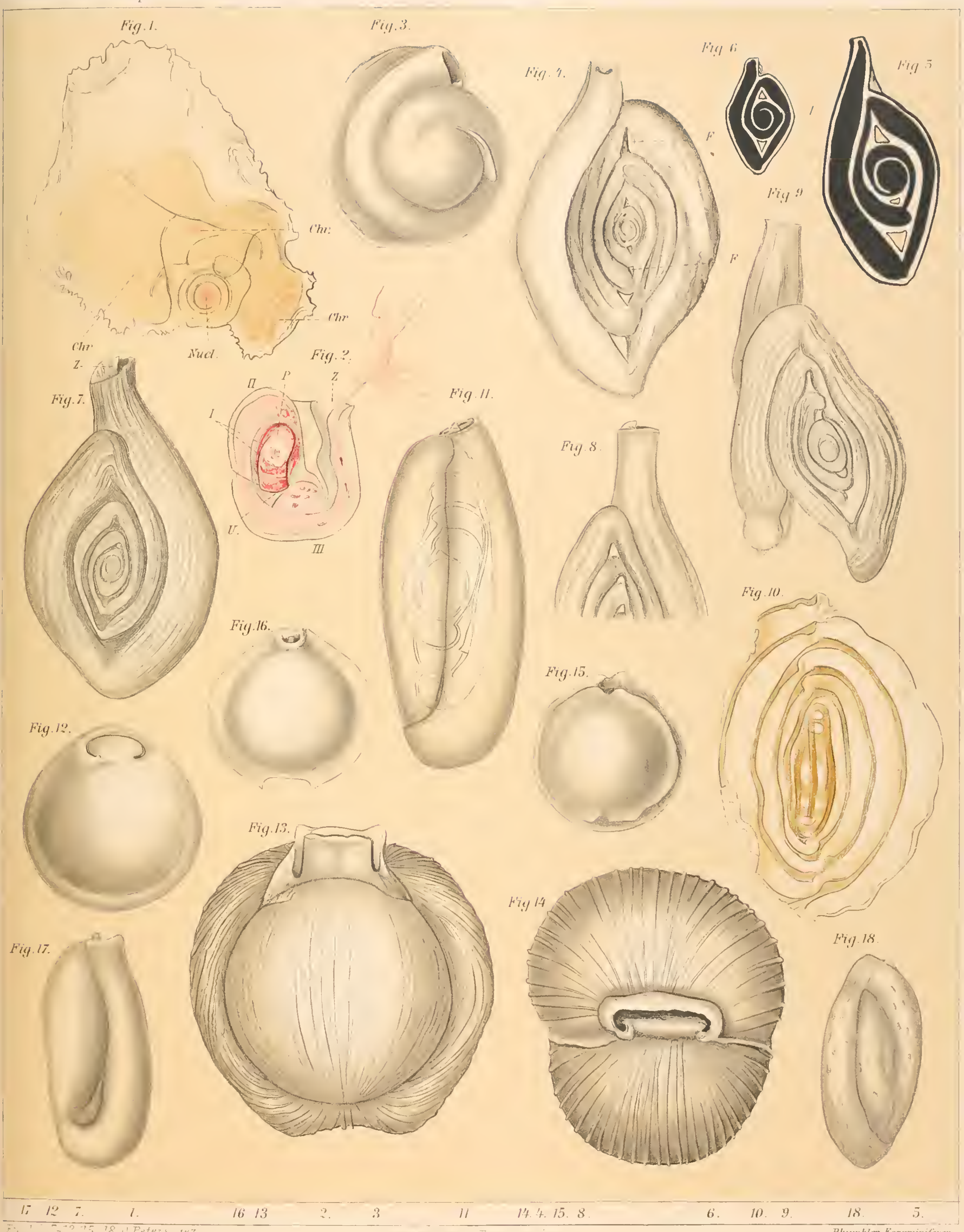


Rhumbler, Foraminiferen.



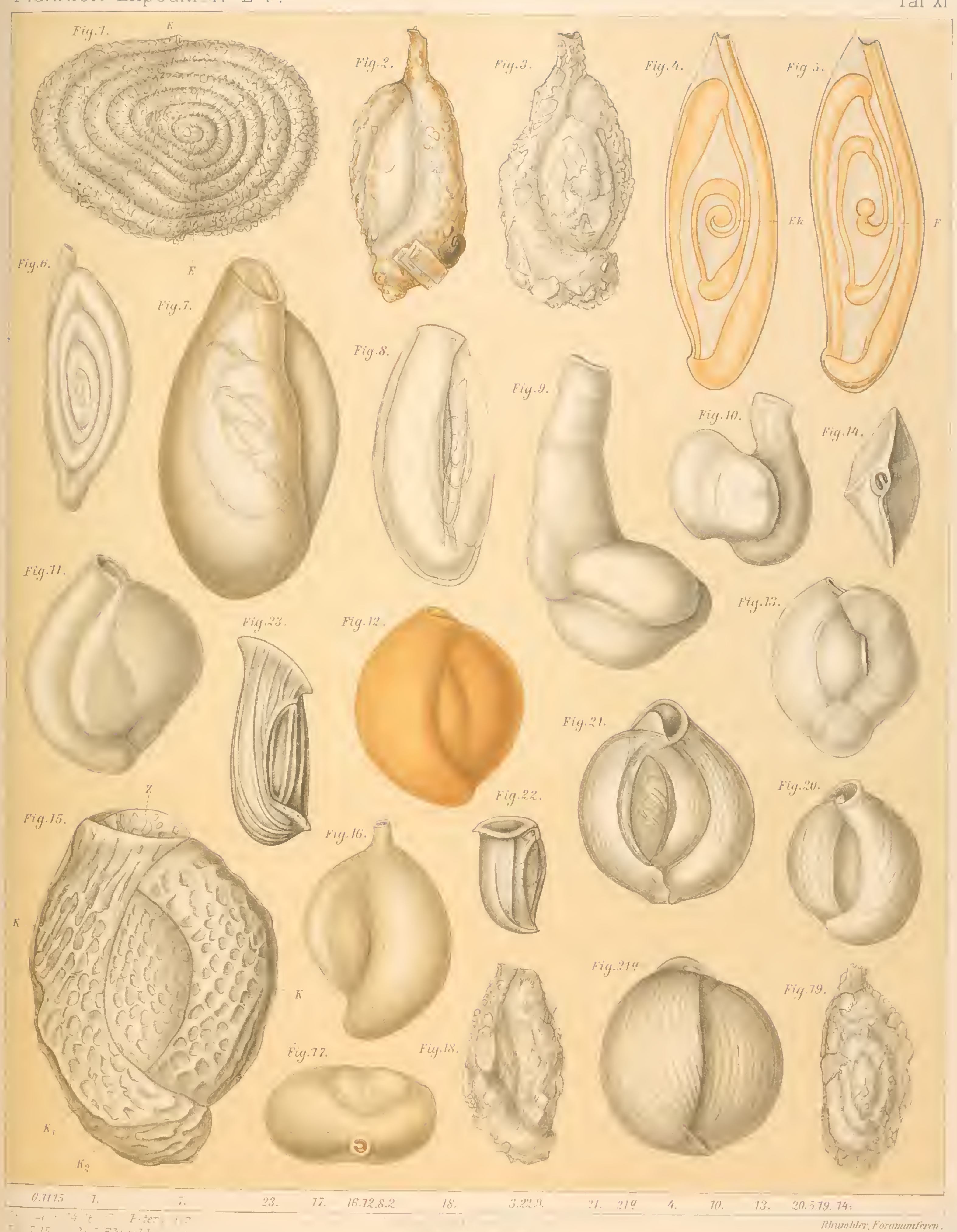

Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 4.
Fig. 5.
sp.P.
Oe
M
Fig. 6.
Fig. 7.
Fig. 8.
Fig. 9.
Fig. 10.
St.
Fig. 11.
St
Fig. 12.
Fig. 13.
b
St.
K
S
Fig. 14.
Fig. 15.
St
k
Fig. 16.
Fig. 17.
Fig. 18.
K.L.
Fig. 19.
9 12. 1 10 18. 11. 19 7 2 13 14 6. 3. 15. 16. 5. 4. 17. 8.





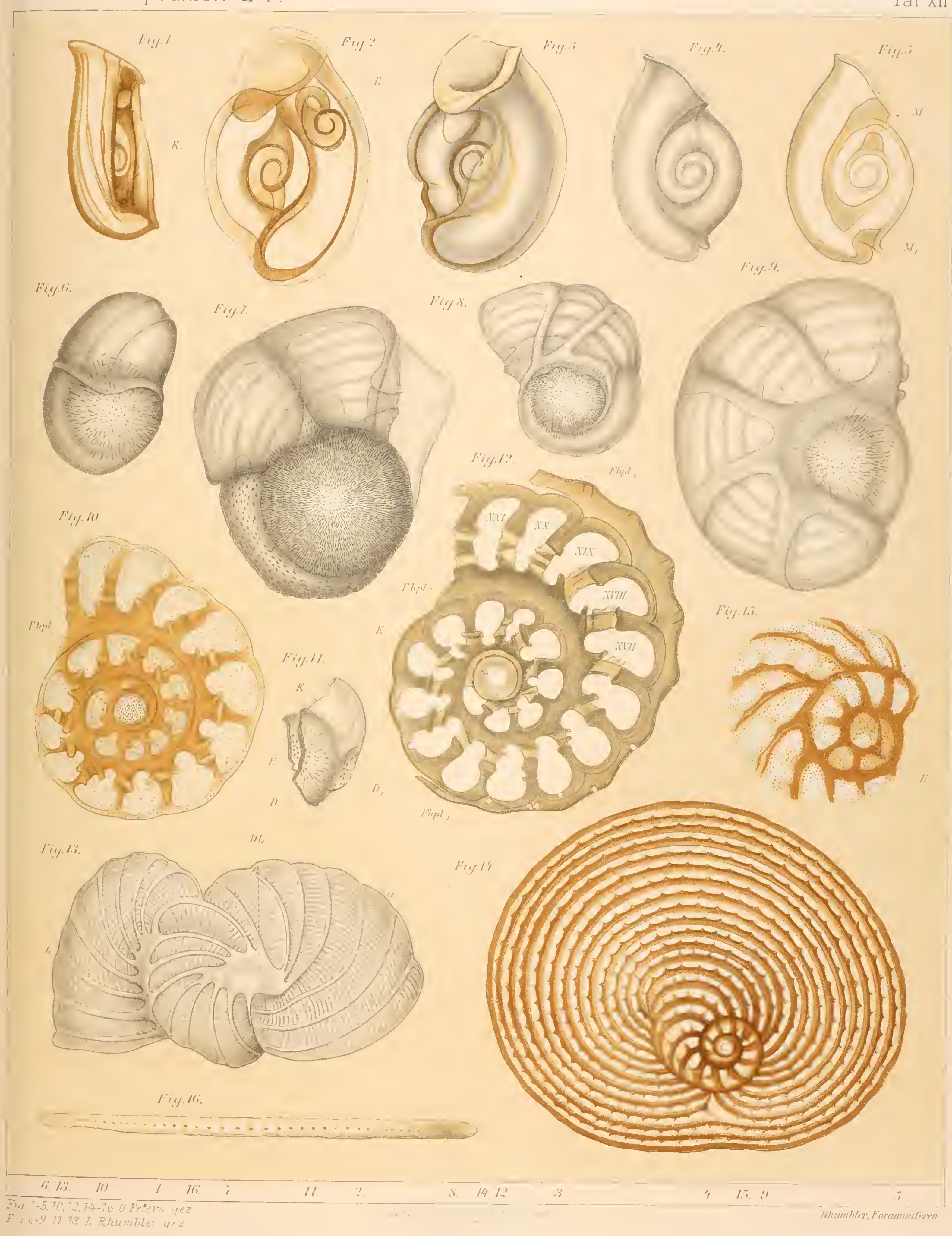
Rhumbler, Foraminiferen





Rhumbler, Foraminiferen.



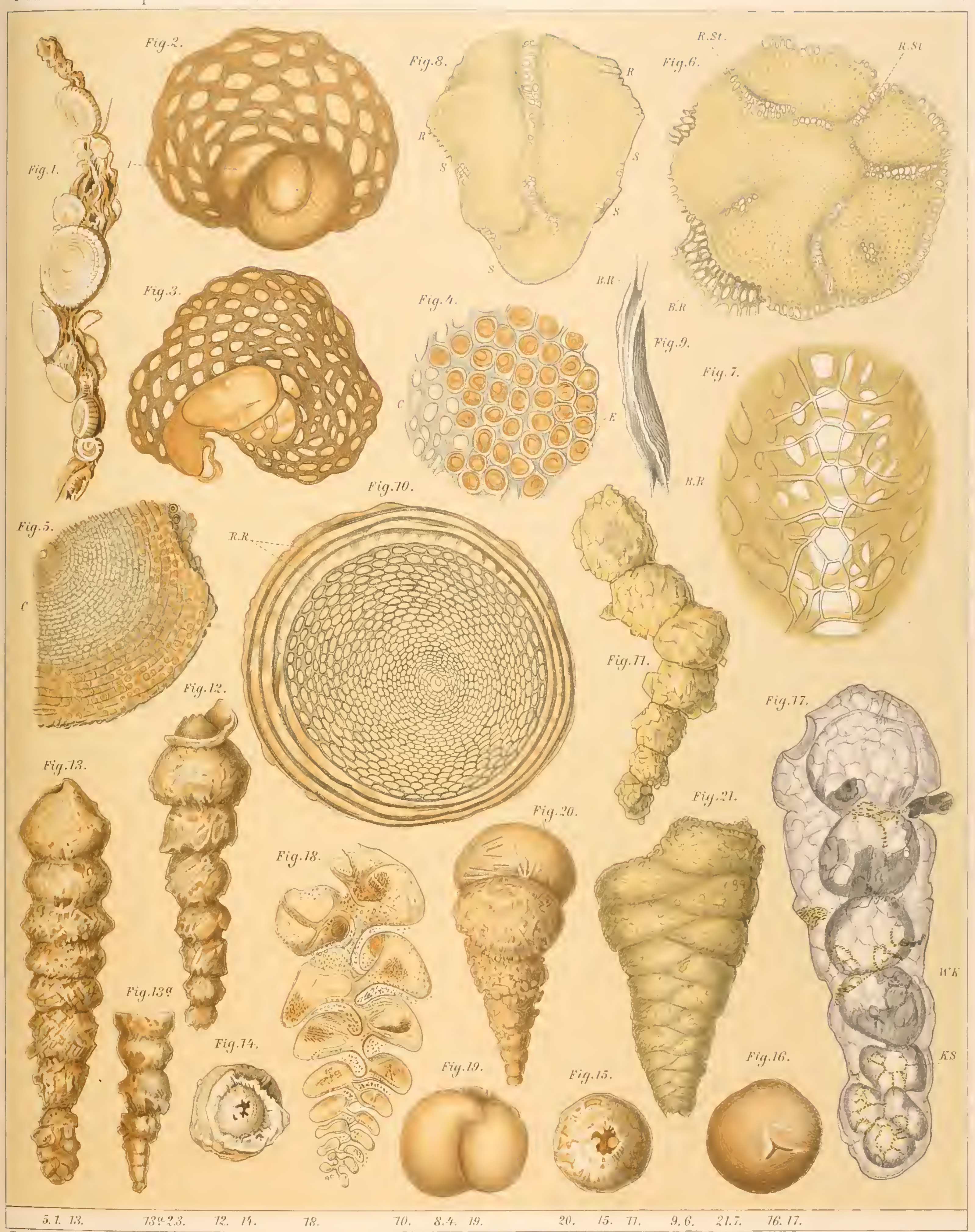


Rhumbler, Foraminiferen




Fig 1
Fig 2
MP.
St
Fig. 3.
P
Fig. 7
Fig. 10
Fig 4.
Fig 5.
Fig 6
Fig 16.
I
Fig 8
M1
Fig 9
Fig 11.
Fig 18
Fig 12
Fig 17.
Z1
Z
M1
Fig 13
Fig 14.
Fig 19.
Fig. 15
H
M1
I
Z
Z1
9 1 4 11. 14. 5 18 13. 2. 15. 6 8 7. 12. 3 19 17. 16 10.





Rhumbler, Foraminiferen.





Rhumbler, Foraminiferen





Fig. 1-4, 6-11, 14-18, 20-24 L. Rhumbler gez.
Fig. 5, 12, 13, 19 C. Bierwirth gez. Fig. 18-19 Peters gez.



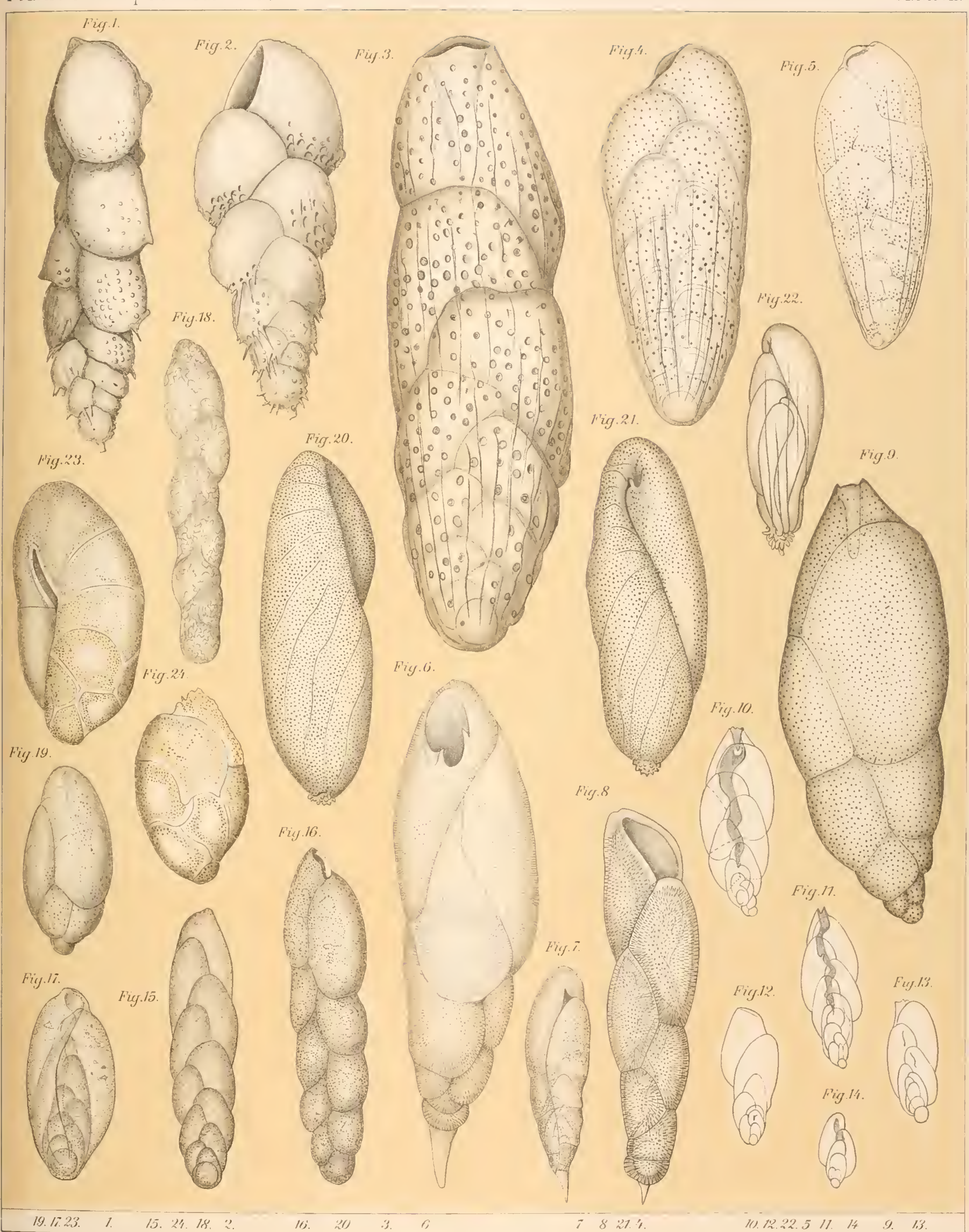


Fig. 1-14, 16, 20-24 L. Rhumbler gez.
Fig. 15 17 C. Bierwirth Fig. 18-19 Peters gez.

Rhumbler, Foraminiferen.





1. 3c.10. 8. 9. 2. 12. 3b. 7. 11. 3a. 4c. 17. 6. 4a. 14. 13. 16. 15. 5. 4b.

Rhumbler, Foraminiferen.



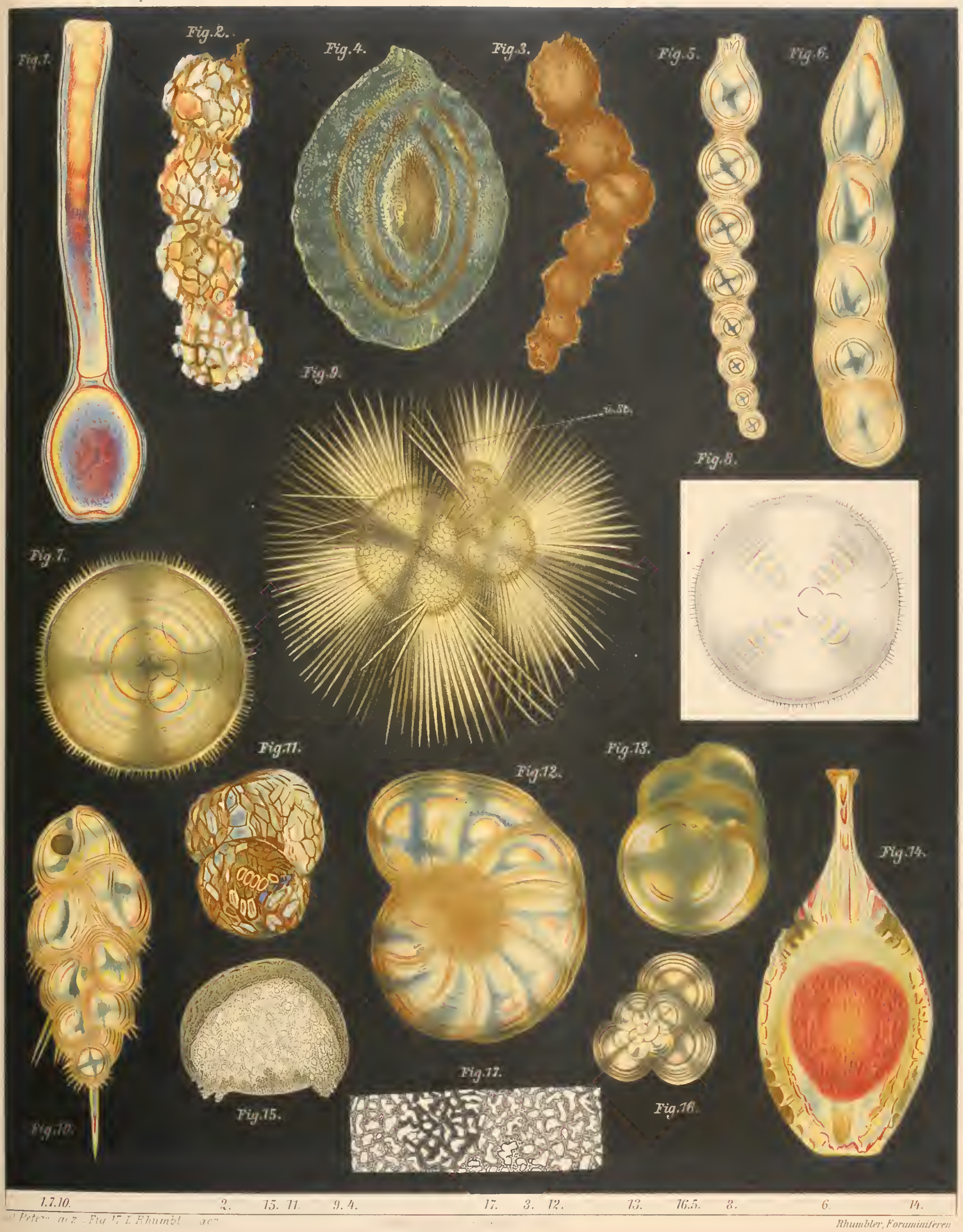

Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 4.
Fig. 3.
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig. 9.
Fig. 8.
Fig. 7.
Fig. 11.
Fig. 12.
Fig. 13.
Fig. 14.
Fig. 10.
Fig. 15.
Fig. 17.
Fig. 16.
1.7.10. 2. 15. 11. 9.4. 17. 3. 12. 13. 16.5. 8. 6. 14.





Fig. 1. 4. 6-10. 12-14. 17. 18. 21-24. 27. 33. 34 Peters gez.
Fig. 15. 16. 25. 26. 28. 32 L. Rhumbler gez.
Fig. 5. 11. 19. 29. 31 Stegmann gez.
Fig. 20. 30 Bierwirth gez.

Rhumbler, Foraminiferen

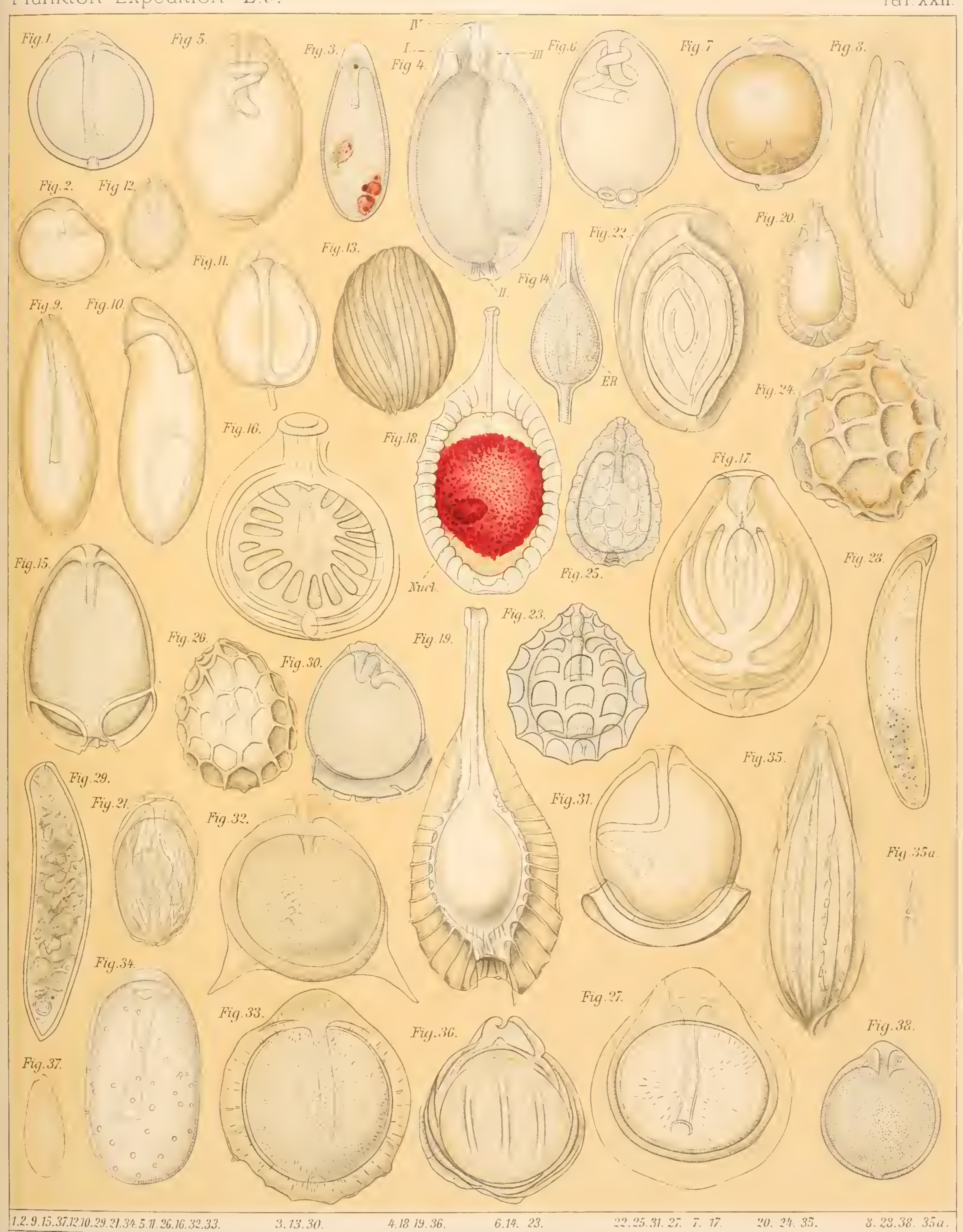




Fig. 1–6, 9, 12, 14, 15, 18–23, 28, 29–33 Stegmann gez.
Fig. 7, 8, 10, 11, 16, 17, 26, 27, 28a L. Rhumbler gez.
Fig. 13, 24, 25, 34 Bierwirth gez.

Rhumbler, Foraminiferen





Rhumbler, Foraminiferen.



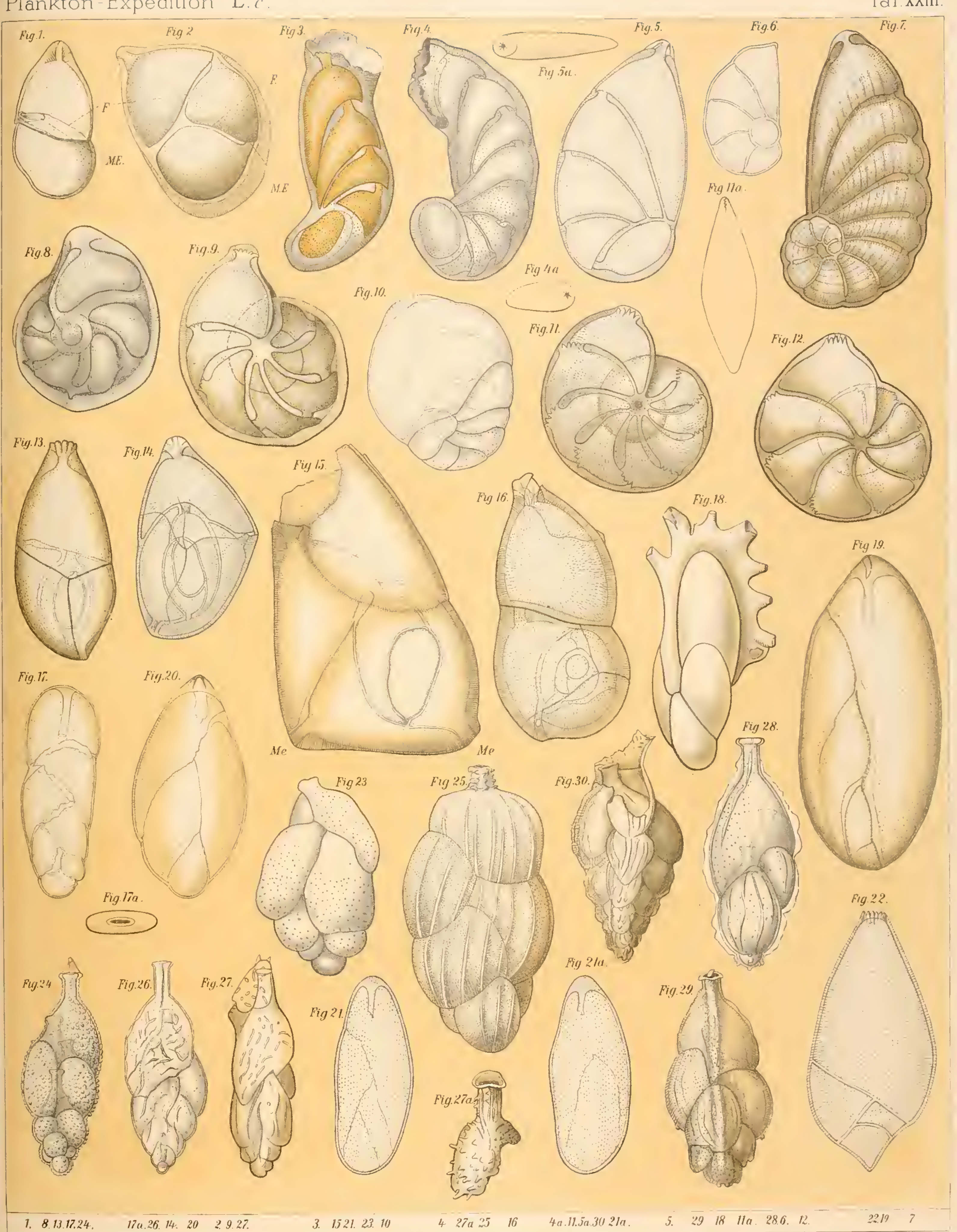


Fig 1, 15, 17, 19, 20, L. Rhumbler gez.
Fig 2–14, 16, 18, 21–30 Siegmann gez.



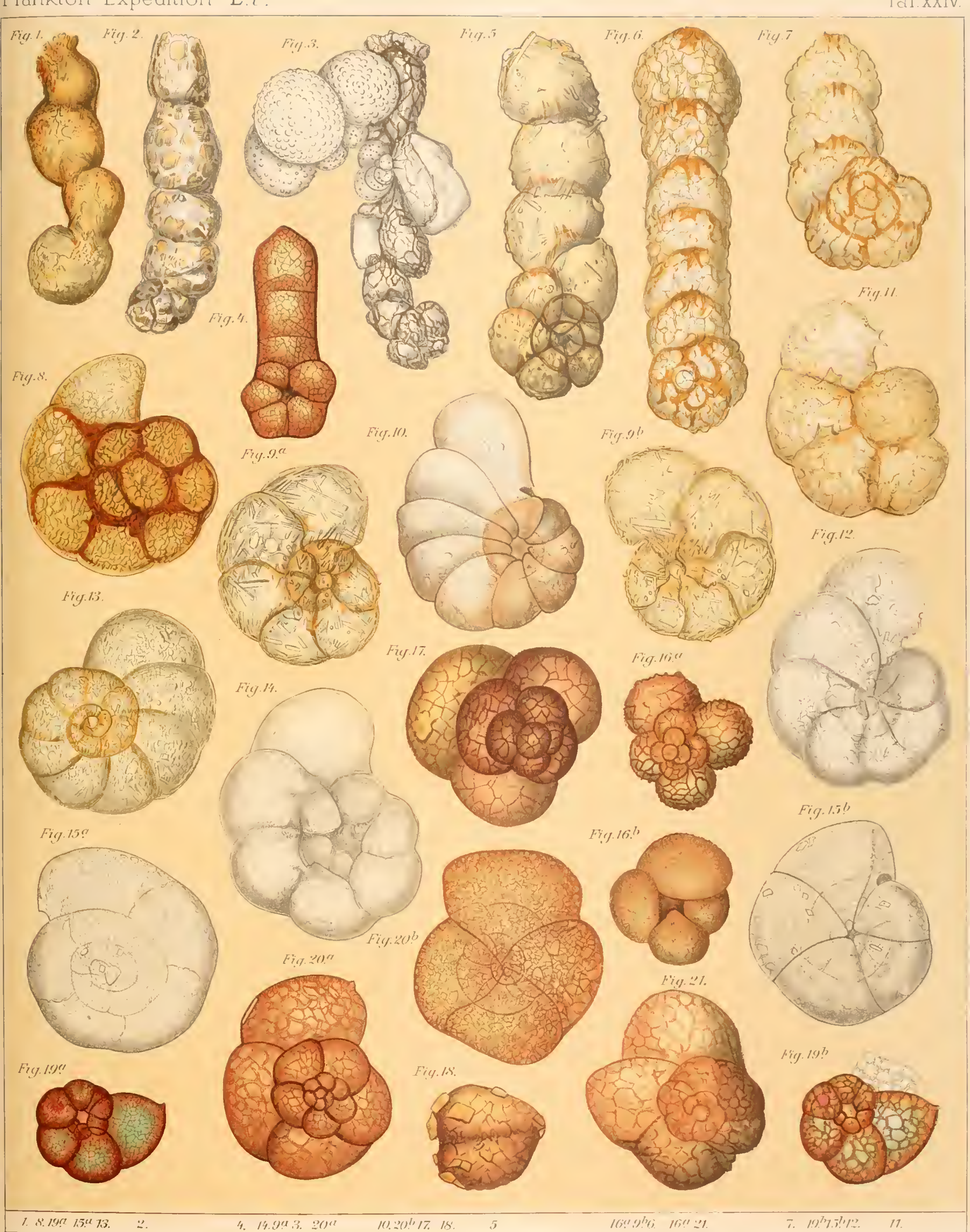


Fig 1, 2, 5-9, 11-14 Peters gez.
Fig 3 L. Rhumbler gez., Fig 4, 10, 15-21 Siegmann gez.

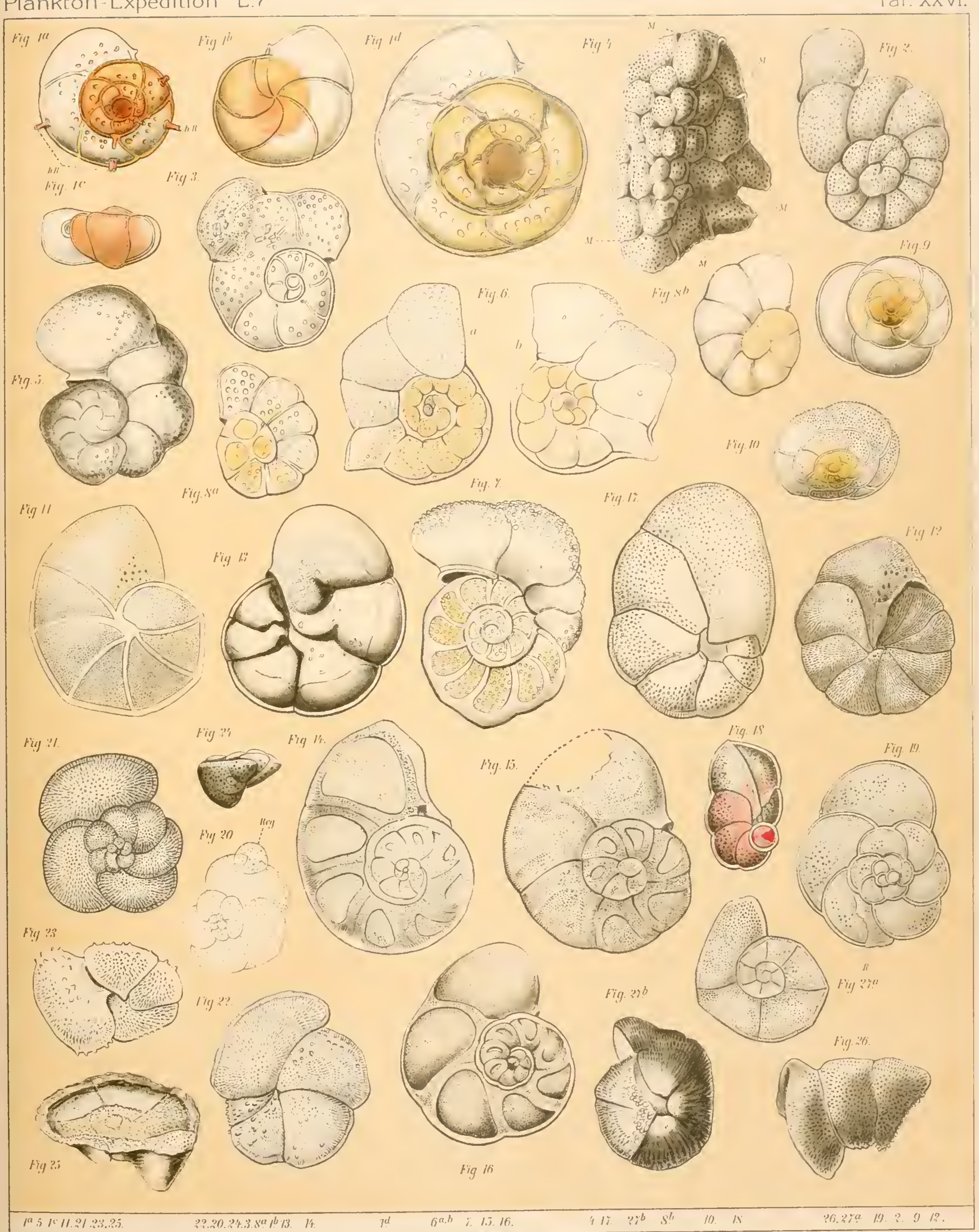
Rhumbler, Foraminiferen.





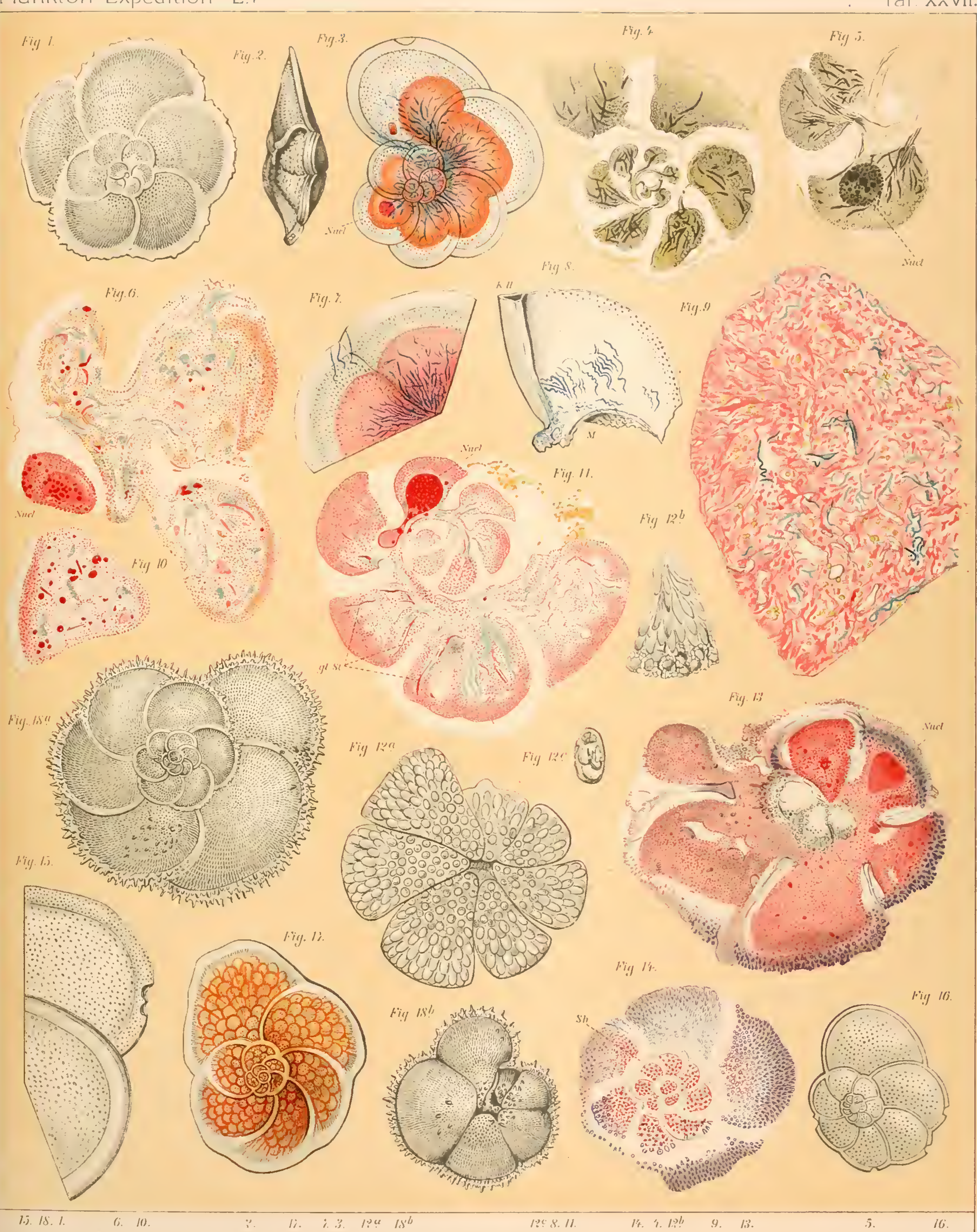
Rhumbler, Foraminiferen.





Rhumbler, Foraminiferen.



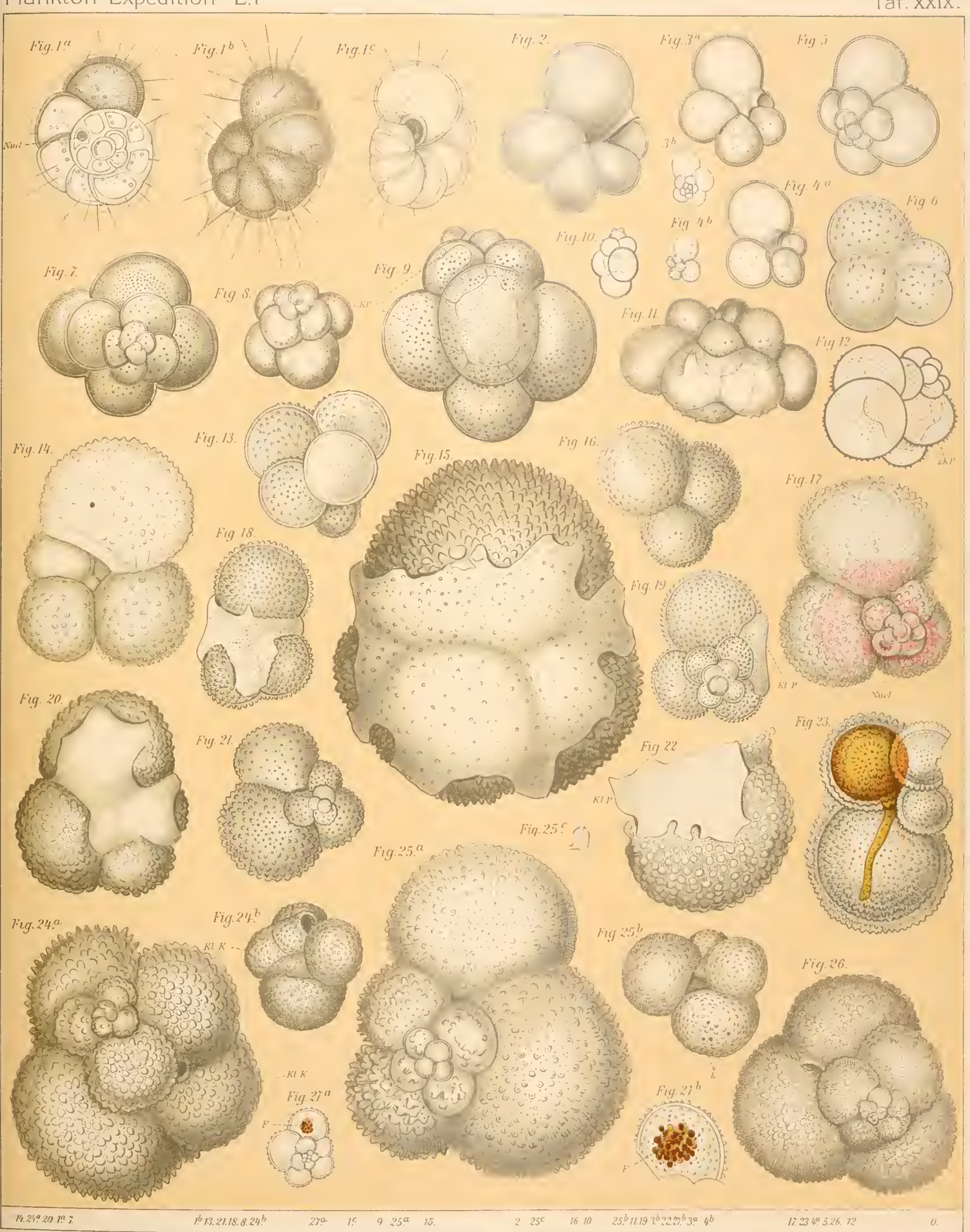


Rhumbler, Foraminiferen

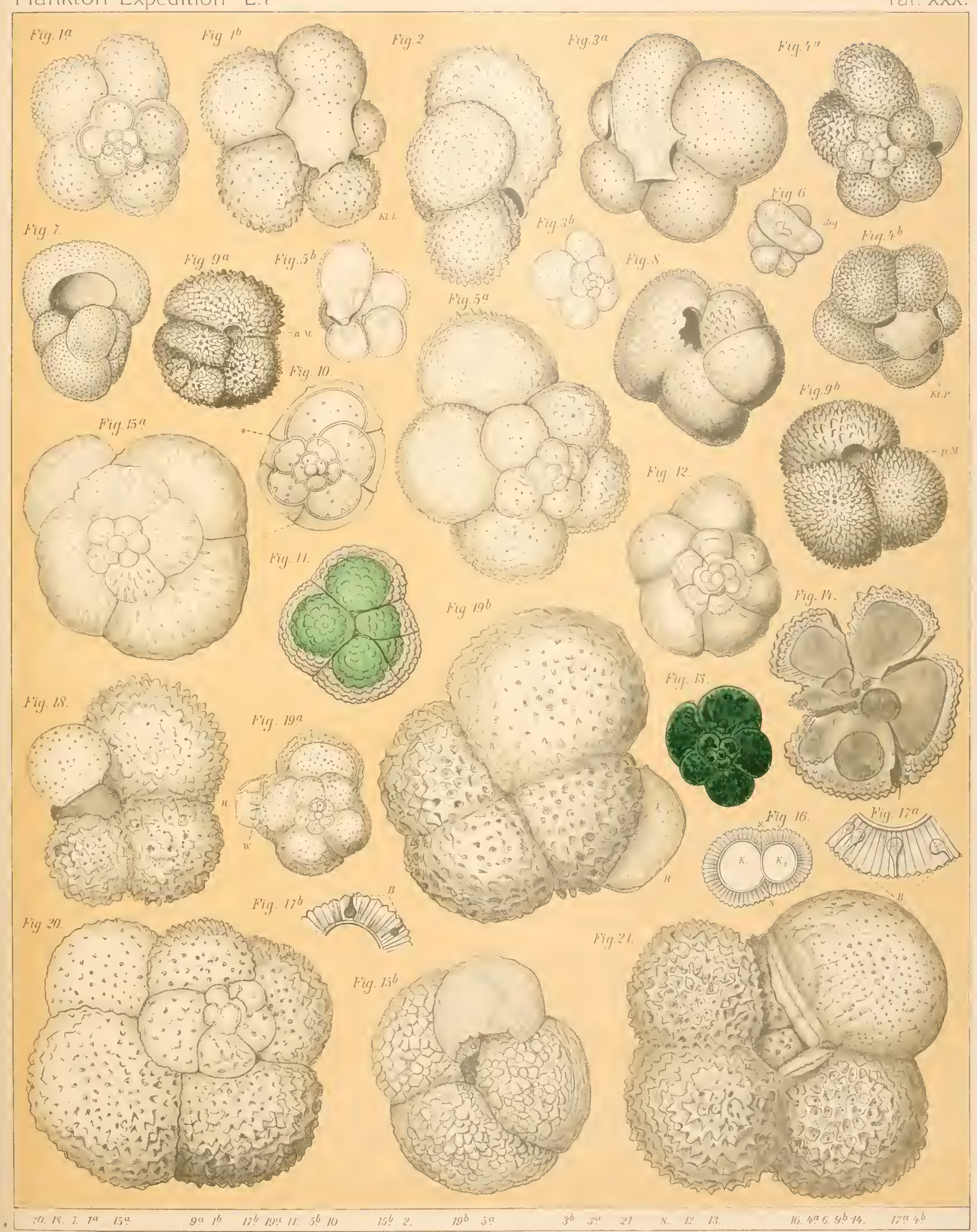



Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3
Fig. 4.
Fig. 5a
Fig. 5b
Fig. 6
Fig. 7.
Fig. 8.
Fig. 9
Fig. 10.
Fig. 11.
Fig. 12.
Fig. 13.
Fig. 14a
Fig. 14b
Fig. 15
Fig. 16.
Fig. 17.
Fig. 18a
Fig. 18b
Fig. 19.
Fig. 20
Fig. 21
Fig. 22
Fig. 23
Fig. 24
Fig. 25.
Fig. 26.
Fig. 27
Fig. 28
Fig. 29.
Fig. 30.
Fig. 31.
Fig. 32.
1.3.4.5b 28. 24. 13.2. 25.7. 14a 32. 24. 15 6. 23. 5a 17 31 16. 9 29. 18b 14b 8. 21 18a 10. 12. 30.22.20.19.11





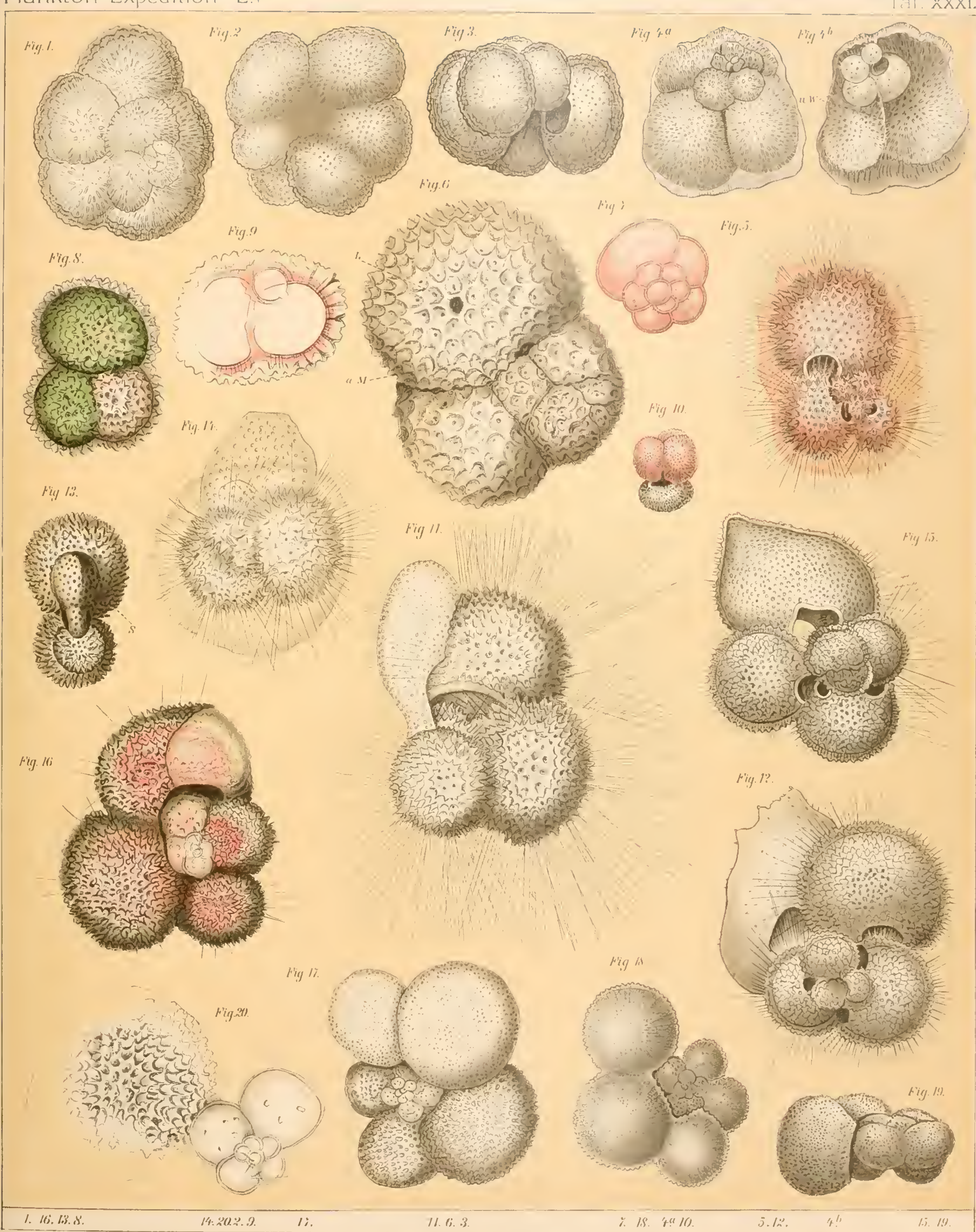




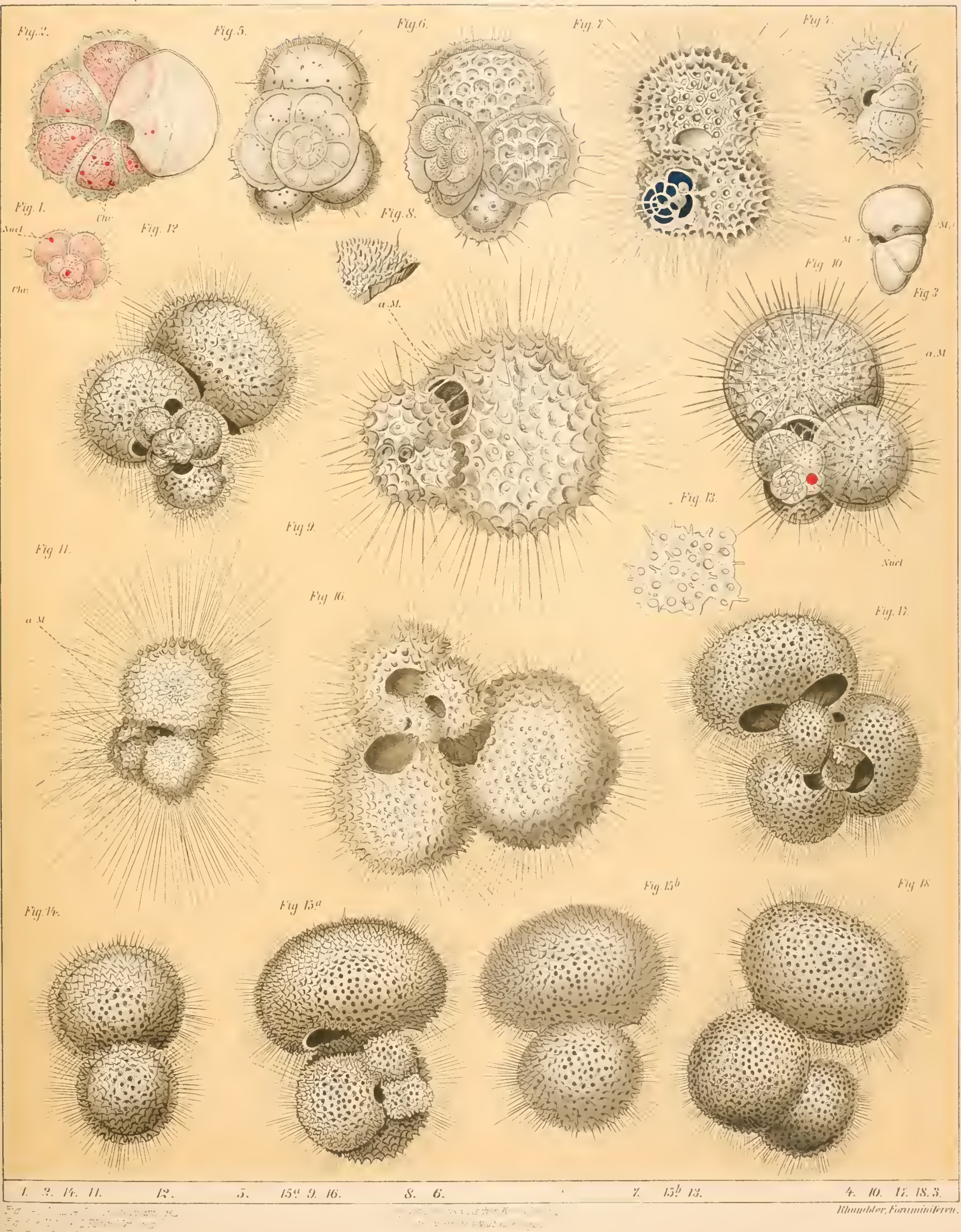
20. 18. 7. 1a 15a　9a 1b 17b 19a 11. 5b 10　15b 2.　19b 5a　3b 3a 21　8. 12 13.　16. 4a 6. 9b 14.　17a 4b

Rhumbler Foraminiferen




Fig. 1.
Fig. 2
Fig. 3.
Fig. 4a
Fig. 4b
Fig. 6
Fig. 7
Fig. 5.
Fig. 8.
Fig. 9
Fig. 10.
Fig. 14.
Fig. 13.
Fig. 11.
Fig. 15.
Fig. 16
Fig. 12.
Fig. 17.
Fig. 18
Fig. 20.
Fig. 19.
1. 16. 13. 8.
14. 20. 2. 9.
17.
11. 6. 3.
7. 18. 4a 10.
5. 12.
4b
15. 19.





Rhumbler, Foraminiferen.



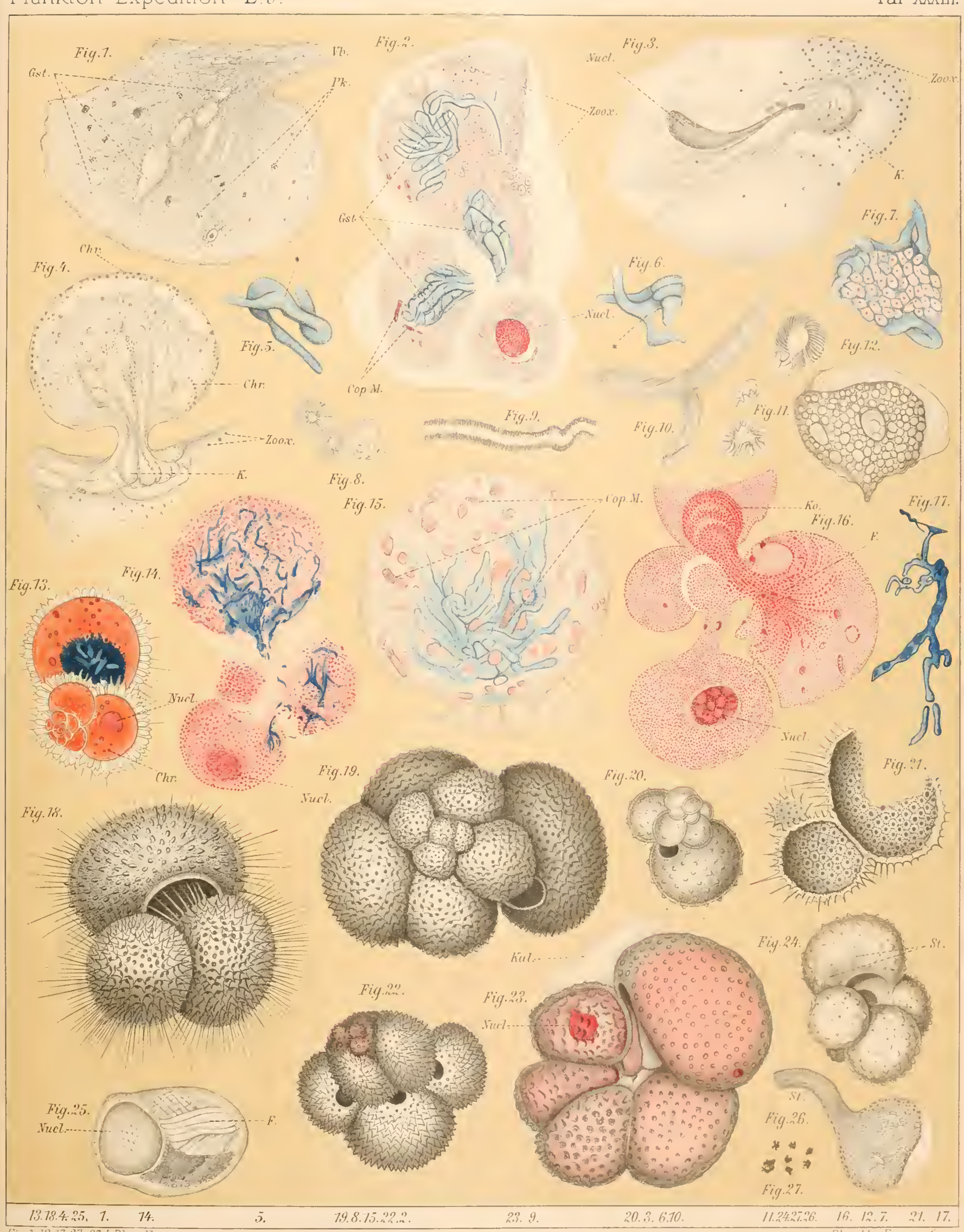


Fig. 1-12. 17. 23-27 L. Rhumbler gez.
Fig. 13-16. 18-22 Siegmann gez.

Rhumbler, Foraminiferen.




Fig. 1.
Pl.
MP.
MP.
Pl.
F.
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 4.
Fig. 5.
Fig. 6.
Gl.
Fig. 7.
Fig. 8.
Fig. 5a
Fig. 10.
Fig. 11.
Fig. 9.
a.M.
Fig. 12.
1. 11. 8. 4.
2.
9.
5.
5a 3.
6. 10. 7. 12.



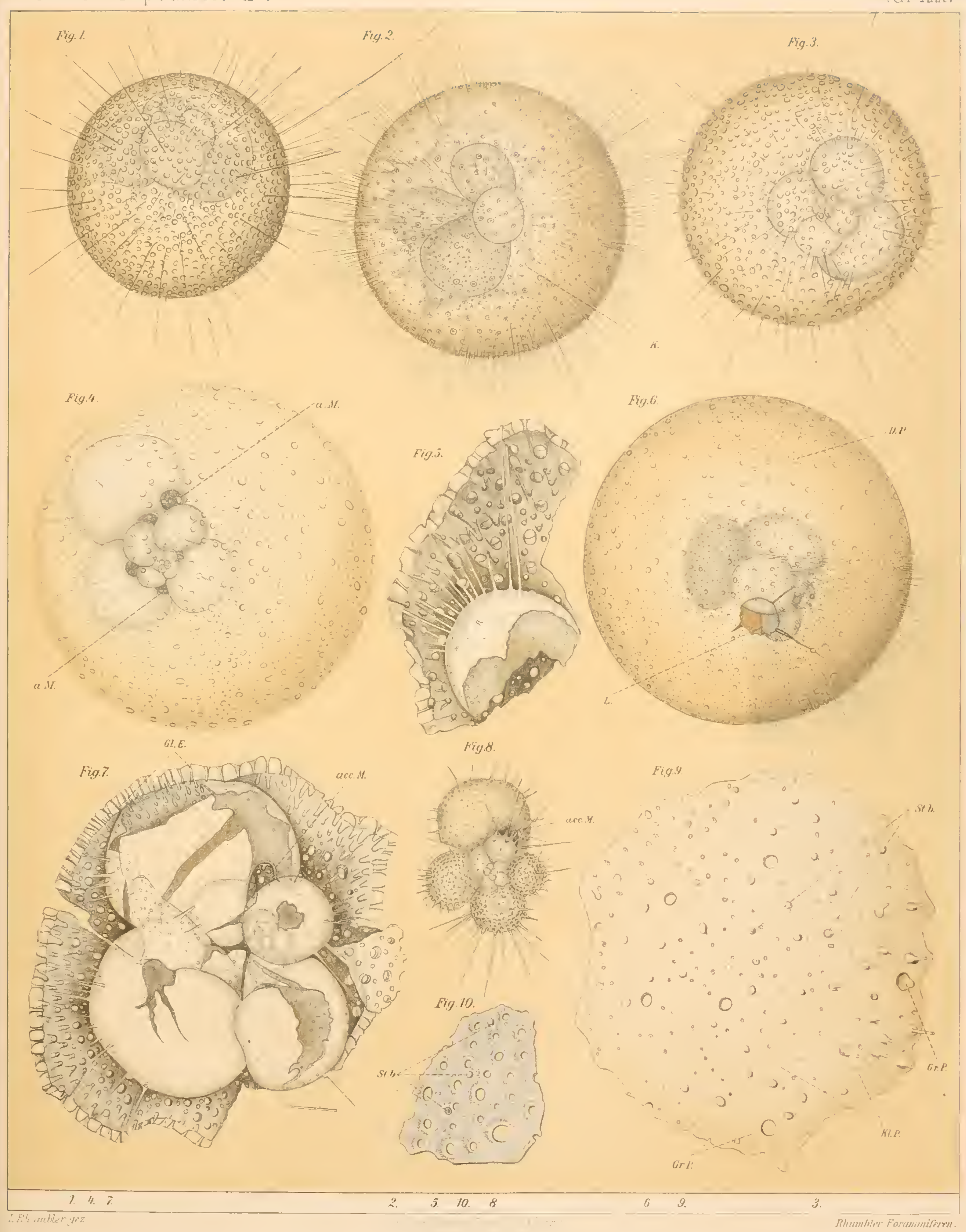

Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3.
K.
Fig. 4.
a. M.
a M.
Fig. 5.
Fig. 6.
D. P.
L.
Gl. E.
Fig. 7.
acc. M.
Fig. 8.
acc. M.
Fig. 9.
St. b.
Gr. P.
Kl. P.
Gr P.
Fig. 10.
St. b.
1. 4. 7.
2. 5. 10. 8
6 9.
3.





Fig. 1-3, 5, 12-14, 16-18 Siegmann gez.
Fig. 4, 6-11, 15, 19 L. Rhumbler gez.



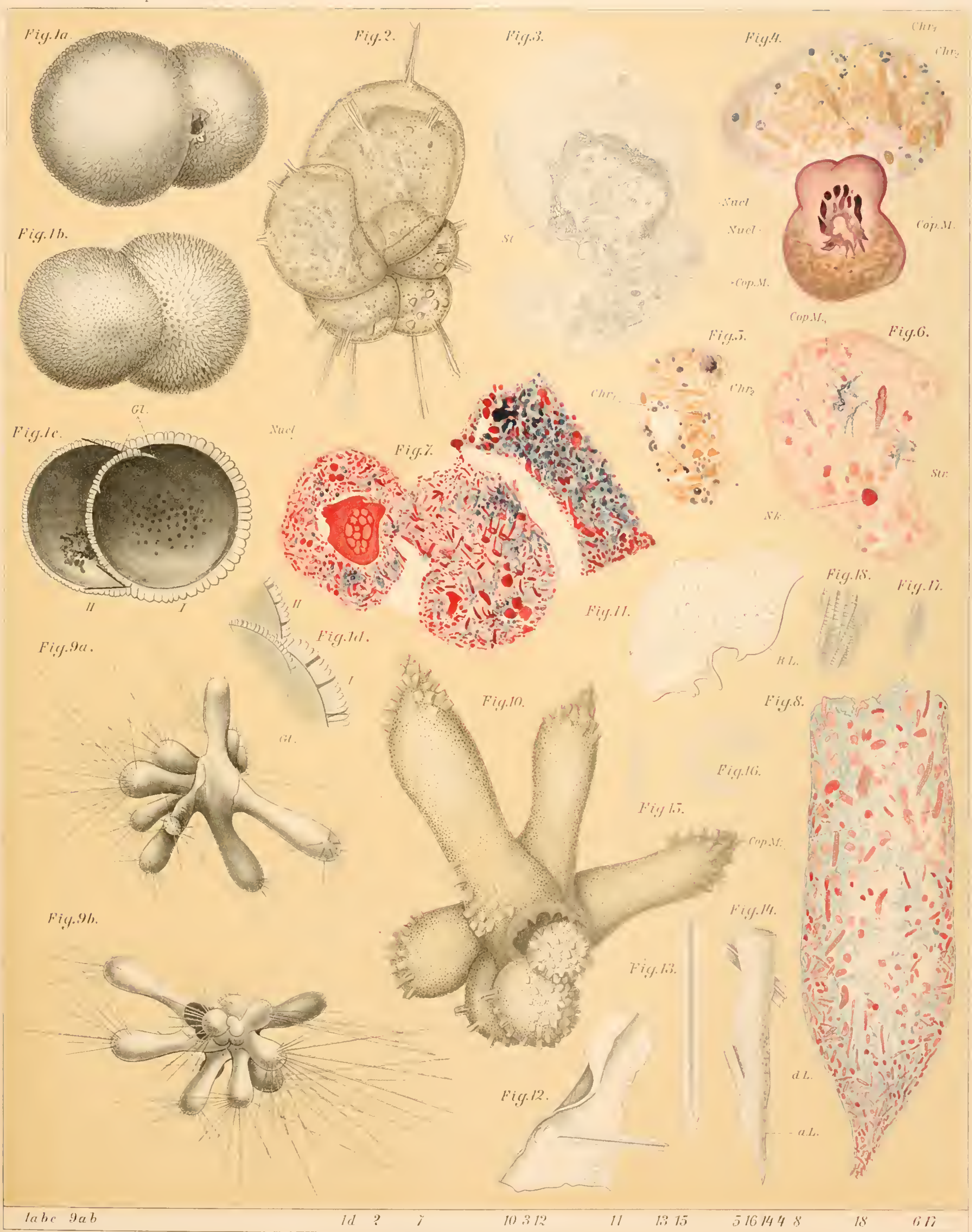
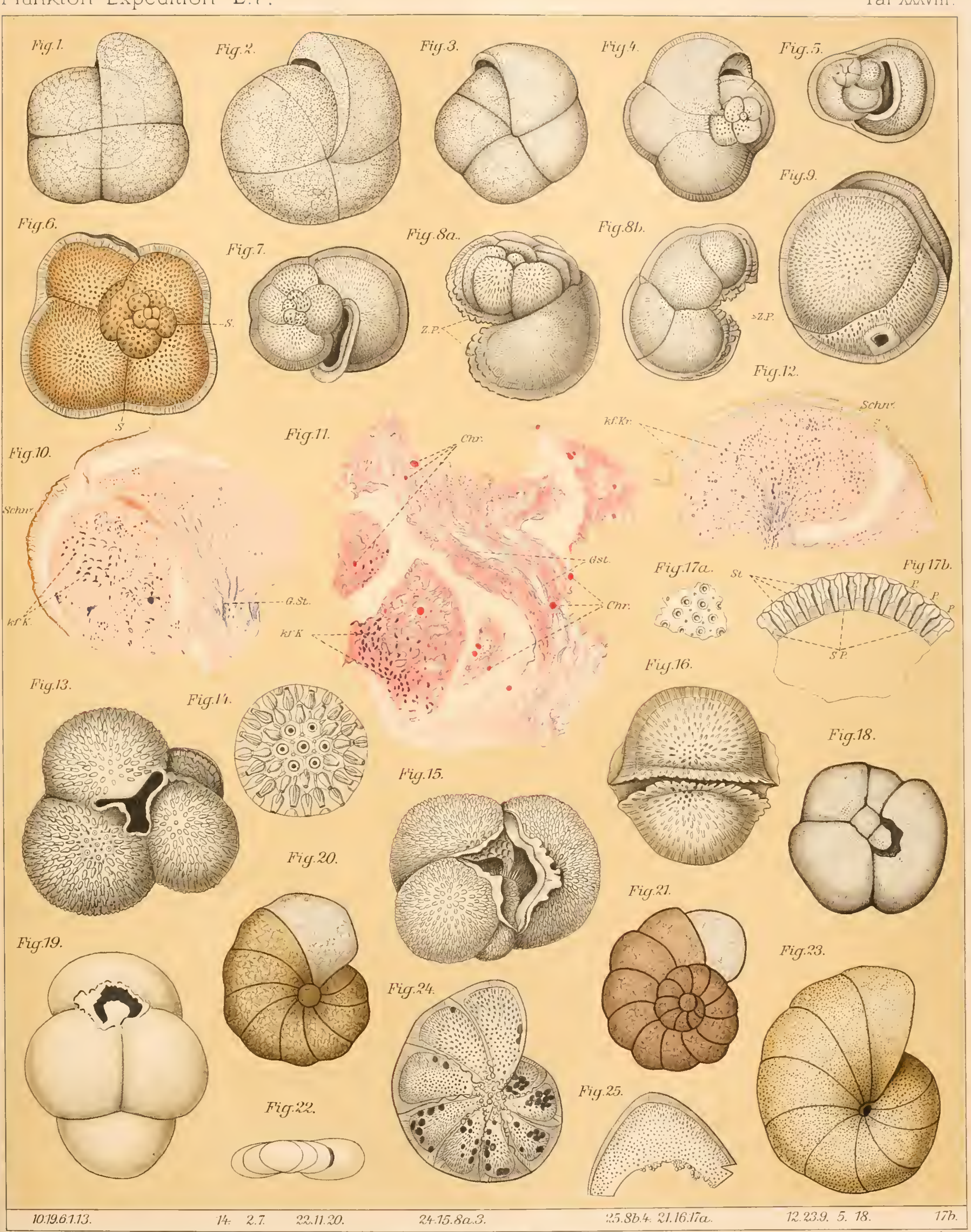


Fig 1,4-7, 9 11-14 Siegmann gez.
Fig 2, 3, 8 10, 15-18 L.Rhumbler gez.

Rhumbler, Foraminiferen.

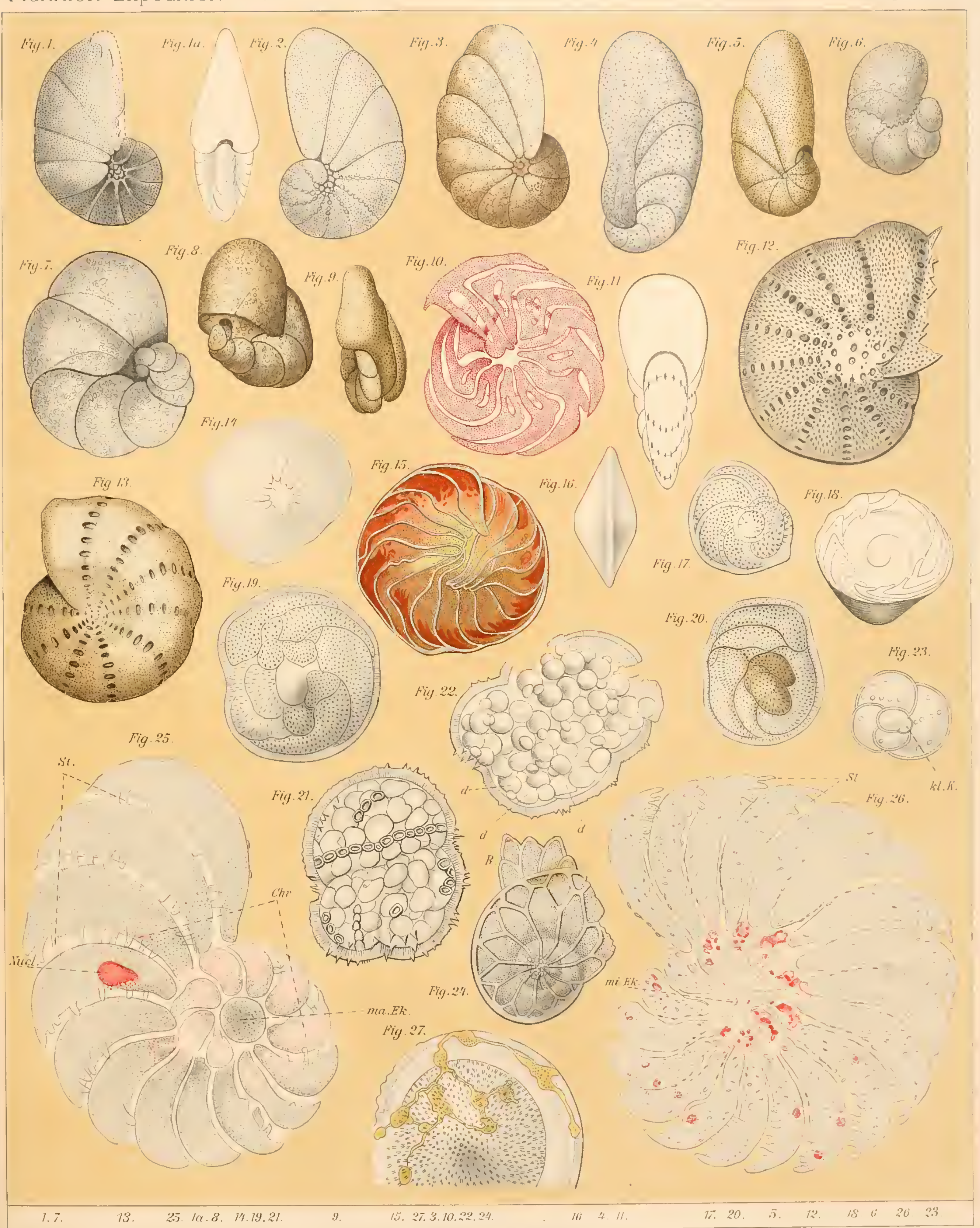




Siegmann gez.

Rhumbler, Foraminiferen.





Rhumbler, Foraminiferen.



Anzahl der
GLOBIGERINEN
in den 200 m. Fängen.
Blau = Abendfänge
Gelb = Morgenfänge

Man erkennt deutlich die erhöhte Zahl der Individuen in den Morgenfängen.
½ mm = 100 Individuen.

Maßstab 1:31157000
Seemeilen
Kilometer
Fahrtlinie der Expedition.

Verlag von Lipsius & Tischer - Kiel u. Leipzig.
Geograph. Anstalt von Wagner & Debes, Leipzig.













